

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika õppetool

Tiina Tusti

**SAMMALDE KASVU MÕJUTAVATEST TEGURITEST:
KATSE KOLME MADALSOOLIIGIGA**

Magistritöö

Juhendaja: vanemteadur Kai Vellak

Tartu 2014

SISUKORD

1. Sissejuhatus	3
1.1. Soode tähtsus	3
1.2. Sammalde ökoloogiline tähtsus soodes	3
1.3. Peamised sammalde kasvu mõjutavad abiootilised tegurid	5
1.3.1. Valgus	5
1.3.2. Vesi ja toitained	6
1.3.3. Temperatuur	8
1.4. Sammaldevahelised suhted soodes ning nende seosed keskkonnatingimustega	10
1.5. Töö eesmärgid	12
2. Materjal ja metoodika	12
2.1. Uuritavad liigid	12
2.2. Katse metoodika	14
2.3. Andmete analüüs	16
3. Tulemused	16
3.1. Keskkonnatingimuste mõju liikide kasvubioloogiale	16
3.1.1. Valgus	17
3.1.2. Veetase	18
3.1.3. Temperatuur	19
3.2. Naaberliikide mõju liikide kasvubioloogiale	21
3.3. Naaberliikide ja keskkonnatingimuste mõju läikiva kurdsirbiku pikkuskasvule ning biomassile	22
4. Arutelu ja järeldused	25
Kokkuvõte	31
Summary	32
Tänuavaldused	33
Kasutatud kirjandus	33

1. Sissejuhatus

1.1. Soode tähtsus

Valdav osa maailma soodest asub põhjapoolkera parasvöötmes. Sood on elukohaks mitmekesisele loomastikule ja taimestikule ning väärivad tähelepanu ja kaitset kogu loodusliku elurikkuse säilimiseks. Soodes võib leiduda liike, mis kasvavad ainult vastavale kasvukohatüübile omastes spetsiifilistes tingimustes. Seetõttu on soode kaitse vajalik ka liikide kaitsmise seisukohast. Sood on inimkonnale oluliseks süsiniku- ja mageveehoidlaks, moodustades vee puhtust ja varusid tagava süsteemi suuresti tänu soodes kasvavatele taimedele, eelkõige turbasammaldele. Oluliseks soode taimkatet mõjutavaks teguriks on inimtegevus. Suur osa Euroopa soodest on vähemal või suuremal määral inimese poolt mõjutatud, kusjuures Ida-Euroopa riikides on inimõju olnud märgatavalt suurem (Grootjans *et al.* 2008). Soid kuivendatakse nii põllumajanduslikel kui ka metsamajanduslikel eesmärkidel. Kuna soodel on teiste taimekooslustega võrreldes madalam ökoloogiline puhverdusvõime, on need tundlikumad ka õhu kaudu lisanduvale saastele (Goubet *et al.* 2006). Euroopa ja ka Ida-Eesti rabades täheldati turbasammalde kadumist juba eelmisel sajandil (Karofeld 1996; Bragg & Tallis 2001). Kuna inimtegevuse mõju soodele on väga mitmekesine ja ulatuslik, tuleb soid kaitsta, et säiliks nii iseloomulikud sookooslused kui ka sobivad kasvukohad soodes esinevatele taime-, seene- ja loomaliikidele.

Sood on eriti mitmekesised just sammalde poolest, sealhulgas ka haruldaste ja tähelepanuväärivate liikide osas. Haruldaste liikide püsimiseks koosluses on oluline, et säiliks nende kasvuks ja levikuks sobivad tingimused. Selleks, et tagada liikide püsimine temale soodsas kasvukohas, on vaja teada liigi ökoloogilisi nõudlusi ning neid mõjutavaid tegureid.

1.2. Sammalde ökoloogiline tähtsus soodes

Sammaltaimed on olulised komponendid paljudes ökosüsteemides, soodes on nad aga valitsevaks taimerühmaks ja sookeskkonna kujundajaks. Samblad on poikilohüdrilised, mis tähendab, et saavad eluks vajaliku vee peamiselt õhuniiskusest ja erinevalt soontaimedest suudavad pärast läbikuivamist niiskustingimuste paranemisel kiiresti taastada oma elutegevuse (Glime 2007). Samblad võivad hoida endas oma kaalust mitu korda rohkem vett, kuid eriti turbasammaldel on see võime tohutu: veehulk, mida turbasamblad suudavad

säilitada, ületab nende endi kuivkaalu kümme kuni kakskümmend korda. Selle teeb võimalikuks lehtede ja varte eriline ehitus, kus väikesi klorofüllisaldavaid rakke ümbritsevad suuremad rakusisaldised rakud – hüalotsüstid, milles säilitabki samblataim vett (Vellak *et al.* 2013). Imamisvõimet suurendab ka taimede varte tihe asetus, mistõttu kujuneb oksa- ja varrelehtede vahel ning varte vahel eriline kapillaarsüsteem, mis aitab vett hoida ning taime eri osade vahel transportida. Lisaks imavad samblad vett kiiresti, kuid vabastavad aeglaselt.

Suur osa süsihappegaasist (CO₂) talletatakse pikaajaliselt turbasammaldes ja neist moodustuvas turbas. Samblad hangivad toitained pinna-, põhja-, vihmaveest või udust kogu keha pinnaga. Kõdunedes vabastavad samblad toidained ning tekitavad soodsa kasvukeskkonna teistele taimedele. Seega on sammaldel tähtis roll ka uute kasvukohtade kujundamisel, kiirendades mulla füüsilist ja keemilist murenemist ning talletades õhust sadeneva orgaanilise materjali (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Samblad võivad olla teistele organismidele elu- ja varjupaigaks, toiduks seentele, bakteritele ning selgrootutele (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Kuna samblad saavad eluks vajalikud toidained valdavalt õhust ning sademetest, siis on nad ka head õhusaaste indikaatorid. Tänapäeval kujutab lämmastikureostus endast suurt ohtu elurikkusele ning ökosüsteemide toimimisele (Sutton *et al.* 2011). Lämmastik võib sattuda mulda ja veekogudesse, põhjustades nende eutrofeerumist. Ökosüsteemid, kus valitsevad samblad, on ühed kõige tundlikumad õhust pärinevale saastele ning neid on seetõttu kasutatud nii lämmastiku- (Schröder *et al.* 2010) kui ka väävlisaaste uurimiseks (Vanderpoorten & Goffinet 2009).

Kuigi samblad domineerivad mitmetes kooslustes, on paljud samblad haruldased ja ohustatud just sobivate kasvukohtade vähesuse ning eriliste kasvukohanõudluste tõttu. Euroopa Loodusdirektiiv võeti vastu 1992. aastal, et kaitsta haruldasi liike ning koosluseid Euroopa Liidu riikides. Ligi pooltele EL Loodusdirektiivi lisades loetletud taimedele on peamiseks kasvukohaks erinevat tüüpi märgalad (Kimmel *et al.* 2010). Selle direktiivi II lissasse on kantud 30 samblaliiki (EU Habitats Directive 1992), neist 10 liiki esineb ka Eestis. Kümnest loodusdirektiivi II lisa olevast samblaliigist kolm liiki ja kasvavad soodes ning kõik V lisa liigid on seotud erinevat tüüpi soode ja soometsadega. Näiteks II lissasse kuuluv läikiv kurdsirbik (*Hamatocaulis vernicosus*) on valgusnõudlik ning ei talu pikaajalist läbikuivamist, eelistab kasvada külmaveelistes allikalistes soodes ja õõtsikulistes siirdesoodes, mis on mineraal- ja toitaineterikkad (Hedenäs & Eldenäs 2007). Madalsoodes kasvab ta tavaliselt koos teiste

lehtsammaldega, nagu tavasirbik (*Drepanocladus cossonii*) ja tugev vesisirbik (*Warnstorfia exannulata*) (Štechová *et al.* 2008). Harjakas tahuksammal (*Meesia longiseta*), mis kuulub samuti loodusdirektiivi II lisasse, on haruldane kogu Euroopas. Näiteks Bulgaariast leiti see liik esmakordselt 2006. aastal, kus ta kasvas madalsoos koos teiste samblaliikidega, nagu kaunis sirbik (*Scorpidium revolvens*), tugev vesisirbik (*Warnstorfia exannulata*), keerd-turbasammal (*Sphagnum contortum*) (Blockeel *et al.* 2006). Liigi areaali vähenemise põhjuseks Euroopas arvatakse nii kliima soojenemist kui ka soode kuivendamist (E-Elurikkus 2008). Eestis peetakse harjakat tahuksammalt hävinuks (E-Elurikkus 2008). Lisaks on EL Loodusdirektiivi V lisas, mis kaitseb liike ülemäärase kasutamise eest, ka meil esinev harilik valvik (*Leucobryum glaucum*) ning terve turbasammalde perekond (*g. Sphagnum*).

1.3. Peamised sammalde kasvu mõjutavad abiootilised tegurid

Sammalde esinemist ja kasvu mõjutavad mitmed abiootilised tegurid. Olulisemad nendest on elutegevuseks sobiv temperatuur, kasvuks vajalikud vesi ja valgus, s.t ilmastikutingimused (iga-aastane temperatuuri ja sademete kõikumine), substraadi füüsikalised ja keemilised omadused ning toitainete kontsentratsioonid (Goffinet & Shaw 2008). Kõiki neid tegureid on eluks vaja, kuid erinevatel liikidel võivad olla nende suhtes väga erinevad nõudlused. On liike, mis on orienteeritud väga spetsiifilistele elupaikadele, teised on jällegi vähenõudlikud kasvukoha suhtes ning võivad esineda erinevates kooslustes ja substraatidel. Näiteks hõbe-pungsammal (*Bryum argenteum*) on üks laiema levikuga samblaid maailmas, mis võib kasvada nii suuremates linnades asfaldipragudes kui ka Antarktika jäävabades piirkondades. Samas põisikud (*g. Splachnum*) on spetsialiseerunud kasvamiseks külmades märgades kasvukohtades suurte sõraliste väljaheidetel (Glime 2007).

1.3.1. Valgus

Üldiselt peetakse samblaid varjutaimeideks, sest võrreldes teiste taimedega on nad oma üherakukihiliste lehtede ja hästi arenenud kutiikula puudumise tõttu kohandunud vähema valgusega ja suudavad fotosünteesida ka väga vähese valguse korral (Glime 2007; Marschall & Proctor 2004). Nad saavad hästi hakkama ka metsades ja rohumaadel, kus neist palju kõrgemad soontaimed on valguskonkurentsist edukamad. Enamusel samblataksoneitel on madal valguse kompensatsiooni- ja küllastuspunkt (Glime 2007). Sammaltaimedel on võrreldes soontaimedega üldiselt ka madalam klorofüll a ja klorofüll b suhe kõikides

valgustingimustes. See omakorda tähendab, et samblad on võimelised ära kasutama lühiajalist ereda valguse kättesaadavust, mis muudab nad vastupidavaks eriti metsaelupaikades, ning nad suudavad ka lühiajalise ootamatu valguserohkuse ära kasutada (Glime 2007).

Pikaajalise intensiivse valguse kahjustuste vältimiseks kasutavad samblad mitmesuguseid kohastumusi. Neil on välja arenenud eredat valgust hajutavad karvjad või värvusetud lehetipud ja näsalised lehed. Samblad võivad ülearuse valguse eest ennast kaitsta lehti kokku rullides või krussi tõmmates. Ka sammalde tihedam paiknemine vähendab liigse valguse kahjulikku mõju. Šveitsis katsetati soontaimede eemaldamise mõju (rohkem valgust) hariliku teravtipu (*Calliergonella cuspidata*) kasvule (Bergamini & Peintinger 2002). Leiti, et prooviruutudel, kus soontaimede katvust oli vähendatud, oli ka hariliku teravtipu võsude pikkuskasv ning uute võsude suurus väiksem, kuid suurenes külgokste ning uute võsude arv. Seega järeldati, et hariliku teravtipu morfoloogiline plastilisus aitab tal ära kasutada ebaühtlaselt jaotunud valguse ressursse ning see annab eelise uute sobivate elupaikade asustamiseks. Turbasammalde puhul on selgunud, et avatud koosluses kasvavatel turbasammaldel oli väiksem fotosünteesivõime ning kvantsaagis kui liikidel, mis kasvasid varjus (Hájek *et al.* 2009). Sammaltaimede elujõulisust mõjutab tugevalt ka vee kättesaadavus ning koos valguse muutumisega muutuvad ka niiskustingimused.

1.3.2. Vesi ja toitained

Veetase ning vees leiduvad toitained on oluliseks sammalde leviku ja kasvu mõjutajateks (Pellerin *et al.* 2009). Soode toitamineterikkus oleneb lämmastiku ja fosfori varust turbas ning nende kättesaadavusest. Samblad suudavad omastada vaid lämmastiku ja fosfori mineraalseid vorme. Lisaks on soode toitamineterikkus seotud ka pinnase pH-ga: happeline turvas on tavaliselt kõige toitaminetevaesem, kuid kõrged pH väärtused ei pruugi alati toitaminete rikkust tähendada (Wheeler & Proctor 2000). Eesti liigirikastes madalsoodes on soovee reaktsioon valdavalt pH>5, kuid oluline on ka vee elektrijuhtivus. Soovee elektrijuhtivus näitab vabade ionide sisaldust (Ilomets *et al.* 2007). Seejuures elektrijuhtivus on seotud pH-ga: mida aluselisem on keskkond, seda suurem on elektrijuhtivus (Wheeler & Proctor 2000).

Veetingimused soodes varieeruvad suures ulatuses älvetest (väga märjad kasvukohad) kuni mätasteni (sootaimede jaoks kuivad kasvukohad). Soodes kasvavatel sammaldel ja soontaimedel on erinevad nõuded niiskustingimuste suhtes. Soontaimed

omastavad vett juurtega, mis aga sammaldel puuduvad. Enamik samblaid on ektohüdrilised, mis tähendab, et vesi liigub peamiselt mööda samblavõsu välispinda kapillaarjõul. Üksikutel sammaldel, nagu perekondade *Dawsonia* ja karusammal (*Polytrichum*) liigid ning liigid tähtsamblaliste (*Mniaceae*) sugukonnast, omavad hüdroide ning osa vee juhtimisest toimub ka taime sisemuses (Goffinet & Shaw 2008). Väline kapillaarvesi on sammaltaimedele füsioloogiliselt suure tähtsusega. Sammalde võime vett hoida mõjutab fotosünteesivõimekust ning seega ka taimede kasvu. Kui veetase on maapinna suuremates sügavustes, võib liikide levikut limiteerima hakata vee transportimise võime taimede ülemistesse osadesse. Soodsa veetaseme korral võib aga liikide levikut piirata liikidevaheline konkurents veeressursi pärast (Rydin 1993).

Sammalde jaoks on kasvukoht kas märg (vihma ajal ja peale seda) või kuiv (muudel aegadel). Kuivades tingimustes on sammalde ainevahetus takistatud. Soontaimedel esinevad kuivuse taluvuse metaboliidid, nagu proliin ja glütsiin-betaiin, mis sammaldel puuduvad (Glime 2007). Tänu oksa- ja varrelehtede vahele tekkivale kapillaarsüsteemile seovad sammaltaimed suure osa vett, et võimalikult palju pikendada niisket perioodi, kuid niiskuse säilimine taimedes sõltub ka aurumise kiirusest. Kevade lõpus ning suvel on sammalde jaoks niisked perioodid tugevalt seotud sademete esinemisega, sest aurumine on üsna tugev. Suve lõpus ning sügisel, kui aurumine väheneb, suudavad samblad niiskust sademete vaheajal hoida pikemalt (Proctor 2004a). Seega on parimaks kasvuperioodiks enamikule parasvöötme sammaltaimedele just kevad ja sügis. Muidugi võib kasvuperiood erineda nii liigiti kui ka liigi kasvukoha tingimuste tõttu. Näiteks hommikune kaste võib tagada piisavalt vett avakoosluste liikidele, nagu on näidanud katsed hariliku keerikuga (*Tortula ruralis*) (Csintalan 1999). Troopiliste vihmametsade liigid nagu *Weymouthia* ja *Pilotrichella* vajavad ellujäämiseks aga sagedaid ja pikki vihmasadusid (Proctor 2002; Proctor 2004b). On leitud, et avatud ja kuivade kasvukohtade liigid, näiteks villhärmik (*Racomitrium lanuginosum*) ja harilik keerik (*Tortula ruralis*), on fotosünteesiliselt kõige aktiivsemad 20–50%-lise relatiivse õhuniiskuse juures, niiskemates oludes kaotavad nad kiiresti elujõu. Mõnede metsaliikide puhul on mõju vastupidine. Katsetes on selgunud, et näiteks suur tuhmik (*Anomodon viticulosus*), lainjas põikkupar (*Plagiothecium undulatum*), *Weymouthia mollis* jt metsas kasvavad samblad on kõige elujõulisemad 75%-lise relatiivse õhuniiskuse juures (Proctor 2003). Kuivuse talumine on suuresti seotud ka temperatuuriga, mis mõjutab aurumise kaudu rakkude veesisaldust.

1.3.3. Temperatuur

Temperatuur mõjutab sammaldel nii fotosünteesi kiirust, hingamise sagedust kui ka paljunemise ajastatust – seega nii kasvu kui arengut. Sammaltaimed on võimelised kasvama laiema temperatuurivahemiku juures kui soontaimed, kuid enamuse samblaliikide jaoks on optimaalne kasvutemperatuur vahemikus 15–25 °C. Mõned liigid võivad taluda isegi enam kui 40 °C kuumust (Glime 2007). Mitmed liigid suudavad säilitada fotosünteesilise aktiivsuse ka miinuskraadide (kuni -10 °C) juures. Seejuures on oluline, et samblad on kuivana palju tolerantsemad temperatuuri kõikumiste suhtes kui märke. Märjana on sammaldele surmav temperatuur sarnane C₃ taimede omaga (40–50 °C) (Liu *et al.* 2004). Sammaldele on tavaline puhkeseisundis olek suvise kuumuse ning põua perioodil. Peale enda temperatuuri suudavad samblad muuta ka mulla temperatuuri. Sammalde tume värvus võib pinna temperatuuri tõsta ning sammalde tõhus aurumis-jahutussüsteem võib aga substraadi temperatuuri alandada (Glime 2007). Samblad võivad taime alumistest osadest vett transportida võsutippudeni ning kasutada aurumist jahutussüsteemina. Madala temperatuuri säilitamiseks on sammaldel kohastumised, mis aitavad valgust peegeldada, näiteks näsad rakukestadel ja hüaliinsed rakud lehetipus. Tänu oma võimele hoida püsivat temperatuuri, võivad samblad olla ka elukohaks väikestele loomadele või idanevatele seemnetele ja eostele.

Võsude, külgokste ja risoidide arenemiseks võivad sammaldel olla temperatuuri suhtes erinevad nõudmised. Näiteks sammalde eoste idanemiseks on vaja enamasti kõrgemat temperatuuri kui eelniidi kasvuks, et vältida idanemist juhul kui külmakahjustus on veel tõenäoline (Glime 2007). Ka emas- ja isassuguorganitel võivad olla arenemiseks erinevad temperatuurieelistused, mis aitavad vältida konkurentsi energia pärast ning ajastada gametangiumite valmimist sobivale ajale. On kindaks tehtud, et madalad temperatuurid takistavad sporofüütide arengut. Samuti on taimede puhkeperioodile minek reguleeritud temperatuuri poolt, kaitstes sel moel sammaltaimi põua eest. Optimaalne temperatuur fotosünteesiks on talvel madalam kui suvel, mis tähendab, et temperatuur ei pruugi sellisel juhul olla fotosünteesi alustamise märguandjaks (Glime 2007). Temperatuuride erinevus erinevatel laiuskraadidel ja sammalde kohastumisraskused vastavale temperatuurile võivad takistada nende levikut.

Temperatuuri üleilmsed muutused väljenduvad kliima soojenemises, mis mõjutab kogu eluslooduse kasvutingimusi ja liikide levikut. Globaalse soojenemise tagajärjeks võib

olla lämmastiku ja süsiniku kontsentratsiooni suurenemine atmosfääris ning temperatuuri ja maailmamere veetaseme tõus. Kliima soojenemine võib oluliselt mõjutada ka sammaltaimede levikut ja kasvu ning nendevahelisi suhteid. Merevee taseme tõus mõjutab oluliselt rannikumärgalasid ning ka sisemaa märgaladel toimuvad muutused veetasemes. Nendes piirkondades, kus sademete hulk suureneb, veetase võib tõusta, kuivemaks jäävates piirkondades aga hakkavad märgalad kuivama (Čížková *et al.* 2013).

Õhutemperatuuri tõus viib aurumise kiirenemiseni ja vähendab orgaanilise aine ladestumist mullas. Lämmastiku ning süsiniku kontsentratsioonide suurenemine atmosfääris võib takistada soosammalde kasvu ning muuta sood süsiniku sidujate asemel süsiniku emiteerijateks (Čížková *et al.* 2013). Katses soosammaldega (*Polytrichum strictum*, *Sphagnum magellanicum* ja *S. palustre*) on selgunud, et kliima soojenedes võib mõne liigi levimine vähenda (*S. palustre*), samas teiste liikide levimine laieneda (Bu *et al.* 2011). Ka Rootsi soodes läbiviidud uuringus täheldati, et lämmastiku kontsentratsiooni suurenemine ja talviste temperatuuride tõus, mis viitavad kliima soojenemisele, mõjutavad oluliselt turbasammalde levikut ja kasvu. Suurenenud lämmastikuisalduse ja kõrgema temperatuuri juures hakkavad domineerima soontaimed, kes saavad muutunud tingimustest suuremat kasu, pärssides sealjuures turbasammalde kasvu (Gunnarsson *et al.* 2004). Salemaa jt. (2008) hindasid lämmastiku mõju kolme boreaalsetes metsades esineva tavalise sambaliigi – hariliku laaniku (*Hylocomium splendens*), hariliku palusambla (*Pleurozium scherberi*) ja lainja kaksikhamba (*Dicranum polysetum*) kasvule. Selgus, et harilik laanik ja harilik palusammal saavutasid optimaalse biomassi madalamatel lämmastiku kontsentratsioonidel kui lainjas kaksikhammas, mis talus suurt lämmastiku hulka kõige paremini. Harilik laanik oli lämmastiku kontsentratsiooni tõusu suhtes kõige tundlikum. Inglismaal selgitati katseliselt (Jones *et al.* 2002), kuidas lämmastiku ladestumine ja konkurents lamba-aruheinaga (*Festuca ovina*) ning kuivus mõjutasid villhärmiku (*Racomitrium lanuginosum*) kasvu ja taastumist. Tulemused näitasid, et suurtel lämmastiku kontsentratsioonidel ($60 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) peatub liigi kasv täielikult. Kuivemas keskkonnas lämmastiku negatiivne mõju suurenes, seega järeldati, et kliima soojenemine mõjub pärssivalt villhärmiku kasvule. Uurides lämmastiku, väävl ja temperatuuri mõju turbasammalde füsioloogilistele protsessidele (Granath *et al.* 2009) on selgunud, et kõrgem lämmastiku kontsentratsioon ei mõjuta turbasammalde fotosünteesilist aktiivsust, kuid väävl kontsentratsiooni suurenemine omas negatiivset mõju, mis lämmastiku kättesaadavuse suurenemisel aga kadus. Kokkuvõtvalt võib öelda, et kliima

soojenemine ning sellega kaasnevad muutused atmosfääris mõjutavad suuresti ka sammalde elujõulisust.

1.4. Sammaldevahelised suhted soodes ning nende seosed keskkonnatingimustega

Tavaliselt kasutavad erinevad liigid ja taksonirühmad olemasolevaid ressursse erinevalt. Kuigi erinevate liikide niši laius võib varieeruda ning mõningate taksonoomiliselt lähedaste liikide nišid kattuvad, siis enamasti on erinevate liikide nišid kahe või enama teguri poolt eraldatud (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Seejuures võib üks liik jääda konkurentsiresursi (valgus, toitaineid, kasvukoht) pärast mõnele teisele ökoloogiliselt vähemnõudlikule liigile alla (Vanderpoorten & Goffinet 2009), sest kaks liiki ei saa püsivalt koos elada konkureerides sama limiteeriva ressursi pärast (Gause reegel). Tänu sellele pole konkurents olukord püsiv, toimub kas kohanemine või ühe osapoole väljasuremine. Sammaldel on täheldatud ka nišside erinevuse puudumist, seega alati ei pruugi Gause reegel sammalde puhul täies ulatuses kehtida (Goffinet & Shaw 2008). Mõnel juhul saab niši erinevuse puudumisel samaaegselt koosseksisteerida kaks erinevat liiki. Sama nišši hõivates võib ühel liigil jällegi avalduda suurem võime vastava niši vallutamiseks. Sellised vastassuunalised trendid kujundavad sammaltaimede populatsiooni ruumilist struktuuri (Økland & Bakkestuen 2004).

Samblad, nagu soontaimedki, võistlevad omavahel ruumi ning ressursside pärast. Sammalde puhul on üldiselt täheldatud pigem naabrite soodustavat mõju taimede kasvule (Vanderpoorten & Goffinet 2009; Bu *et al.* 2013). Hõredamalt kasvavate sammalde juurdekasvu piirab eelkõige vee kättesaadavus. Suurema tihedusega võsud kaotavad vett aeglasemalt kui eraldiseisvad või üksikud võsud. Seega võsu pikkus, biomassi produktsioon ja liigiline mitmekesisus on sageli positiivselt seotud samblavaiba tihedusega (Bergamini & Pauli 2001). Mida suurem tihedus, seda rohkem ja kauem suudavad samblad vett hoida. Seega on tihedalt koos kasvavad samblad kauem füsioloogiliselt aktiivsed ning suudavad toota rohkem biomassi. Seda põhjusel, et positiivne interaktsioon naabrite vahel muudab naabervõsude ellujäämise tõenäosuse suuremaks kui üksikutel isoleeritud võsudel.

Suhted teiste liikidega võivad olla ka negatiivsed. Põhja-Ameerika lubjarikkaid madalsoid uurides selgus, et turbaalade taimestiku tsonaalsus on reguleeritud keskkonnategurite gradientide, biomassi ja liigirikkuse levikumustritega, samas on olulisel kohal ka taimeliikide vaheline konkurents (Bowles *et al.* 2005). Kuigi looduses esineb

konkurentset tõrjumist sammalde seas vähe (Mälson & Rydin 2009), siis sarnase suurusega sammalde võsude vahel võib toimuda ka väljatõrjumist (Goffinet & Shaw 2008; Vanderpoorten & Goffinet 2009). Tiheda samblavaiba korral, kus suuremad samblad varjutavad väiksemaid, kannatavad paljud võsud valguse puuduse käes. Selle mõjul hakkavad sammalde võsud konkureerima ning varjutatud sammalde kasv aeglustub (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Sellise olukorra puhul suureneb ellujäämise võimalus tiheduse vähenemisel, sest suurenev tihedus ning valguse puudus pärsib sammalde kasvu. Konkurents valguse pärast loob suuremaid võsude suuruse erinevusi just tihedalt kasvavate samblavõsude vahel (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Bu jt. (2013) näitasid oma katses, et naaberliigi mõju taime kasvule oli sõltuv veetasemest, taime süsiniku sisaldusest ja teistest abiootilistest teguritest. Selles katses liikidevahelised positiivsed suhted vähendasid veepuuduse negatiivset efekti, kuid veepuudus omakorda vähendas naabri mõju samblaliigi biomassi produktsioonile ja süsiniku sisaldusele. Konkurents võib esineda ka sammalde erinevates elutsükli etappides. Näiteks harilik kännik (*Tetraphis pellucida*) ei suuda teiste liikide gametofüütide juuresolekul toota eoseid, samuti ei idane hariliku laaniku (*Hylocomium splendens*) eosed (Kimmerer 1993; Cronberg *et al.* 2006). Eoste tootmist võivad takistada teiste liikide toodetud keemilised ained, mida on eraldatud näiteks hariliku helliku (*Funaria hygrometrica*) ja palu-karusambla (*Polytrichum juniperinum*) taimedest (Kimmerer 1993; Cronberg *et al.* 2006).

Liikidevahelisi suhteid võib mõjutada toitainete kättesaadavus ning nende kontsentratsioon. Granath jt. (2009) leidsid katses kolme turbasamblaliigiga, et optimaalne lämmastiku kontsentratsioon balti turbasambla (*Sphagnum balticum*) fotosünteesilise aktiivsuse jaoks on 13 mg N g^{-1} . Kuna optimaalne lämmastiku kontsentratsioon on erinevatel liikidel erinev, siis kõrgetel lämmastiku kontsentratsioonidel võib see liikidevahelisi suhteid mõjutada. Kõrgenenud lämmastiku kontsentratsiooniga soodes hakkab hõre turbasammal (*Sphagnum fallax*) asendama teisi turbasamblaid, sealhulgas ka laia ökoloogilise amplituudiga lillakat turbasammalt (*S. magellanicum*) (Tomassen *et al.* 2004). Katses villhärmikuga (*Racomitrium lanuginosum*) (Jones *et al.* 2002) selgus, et samblavõsude kasv oli pärsitud kõrgematel lämmastiku kontsentratsioonidel, kuid lämmastiku negatiivset mõju samblale vähendas ümbritsev lamba-aruheina (*F. Ovina*) mätas.

1.5. Töö eesmärgid

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli uurida olulisemate keskkonnatingimuste (valguse, veetaseme ja temperatuuri) ning naaberliikide mõju kolme madalsoos esineva samblaliigi biomassile ja pikkuskasvule. Katsealusteks liikideks valiti kaks laia ökoloogilise amplituudiga erinevates sookooslustes kasvavat ja Eestis tavalist liiki – tavasirbik (*Drepanocladus cossonii*) ja harilik teravtipp (*Calliergonella cuspidata*) ning Euroopas Loodusdirektiiviga kaitstav ning Eestis looduskaitse III kategooriasse kuuluv vaid madalsoodes esinev läikiv kurdsirbik (*Hamatocaulis vernicosus*).

Töös otsitakse vastuseid küsimustele:

- 1) kas haruldase samblaliigi nõudlused kasvukohatingimustele on erinevad võrreldes kahe tavalise soosambla nõudlustega?
- 2) kas ja kuidas mõjutavad naaberliigid üksteise kasvu?

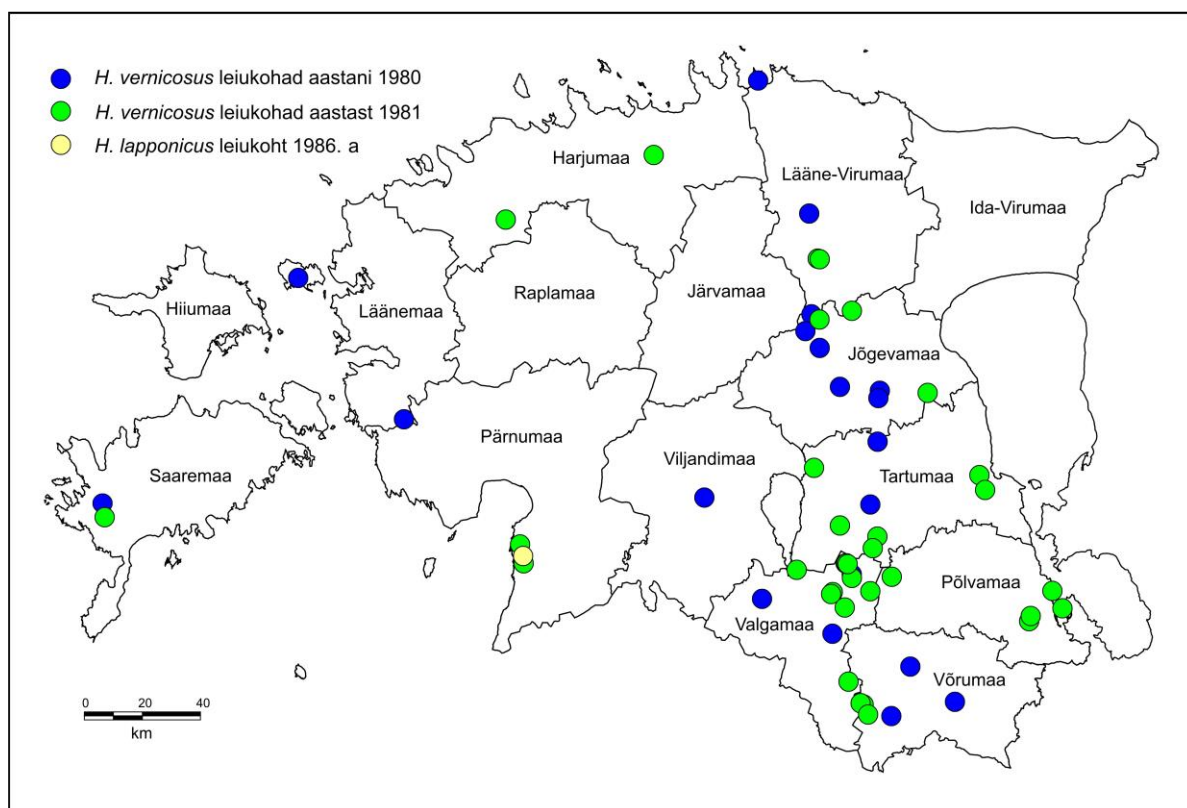
2. Materjal ja metoodika

Keskkonnatingimuste ja naaberliikide mõju hindamiseks madalsoosamalde kasvule kasvatati laboritingimustes kolme samblaliiki erinevates valgus-, temperatuuri- ja niiskustingimustes ühe-, kahe- ja kolmeliigilise seguna. Katseks valiti kolm madalsoodes esinevat ning sageli ka koos kasvavat samblaliiki, neist üks on Eestis looduskaitse all olev liik: läikiv kurdsirbik ning teised kaks tavalist liiki: tavasirbik ja harilik teravtipp.

2.1. Uuritavad liigid

Läikiv kurdsirbik (*Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs) eelistab kasvada jahedates, mineraalainete ja toitainete rikastes allikalistes soodes, on valgusnõudlik ning ei talu pikaajalist läbikuivamist (Hedenäs & Eldenäs 2007), eelistab neutraalset kuni nõrgalt aluselist keskkonda (pH 6,7–7,2) (Štechová *et al.* 2008). Eestis on teada 47 läikiva kurdsirbiku leiukohta, peamiselt Ida-Eesti ja Kagu-Eesti madalsoodes, kuid leiukohti on teada ka Lääne-Eestis (Joonis 1). Liik on leiukohtade arvu järgi hinnatud sagedaseks liigiks, kuid mitmed

vanemad (enne 1980. a) leiukohad on aja jooksul kasvukohatingimuste halvenemise ja kasvukohtade kadumise tõttu hävinud (Vellak *et al.* 2010).



Joonis 1. Läikiva kurdsirbiku (*H.vernicosus*) ja lapi kurdsirbiku (*H.lapponicus*) leiukohad Eestis (Tusti 2011).

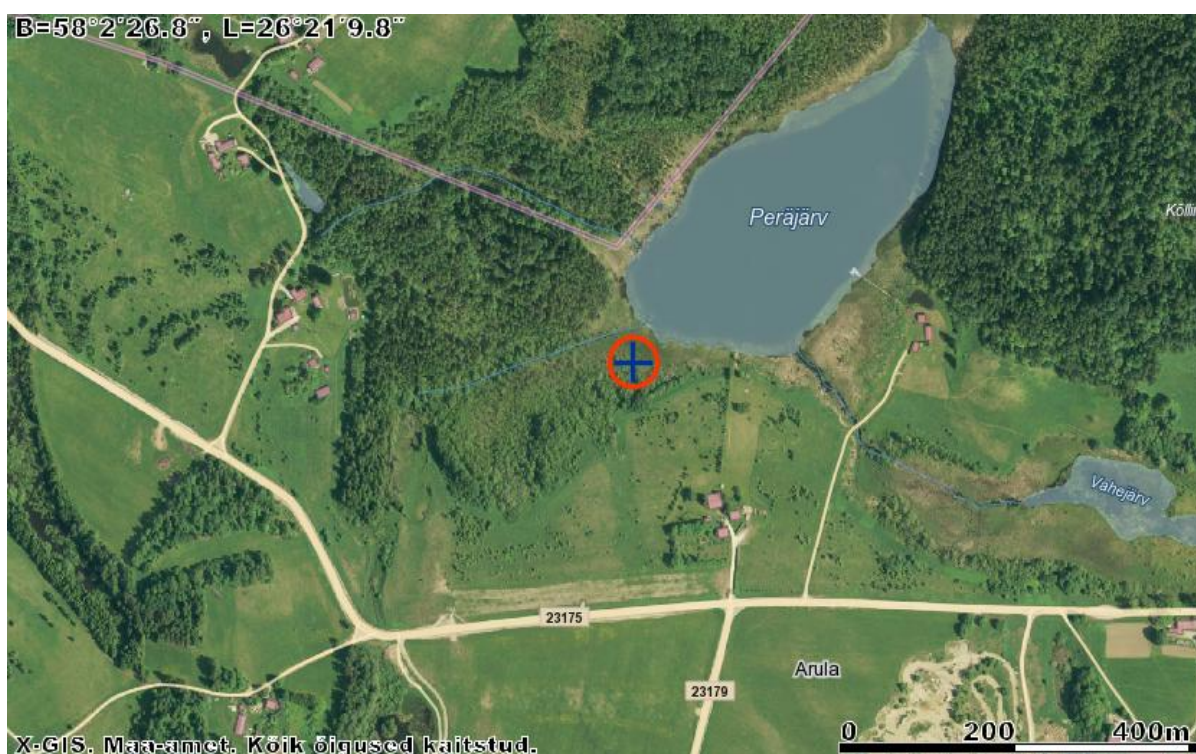
Kogu Euroopa ulatuses on läikiv kurdsirbik üsna haruldane ning seetõttu kantud Berni konventsiooni I lisasse ja Euroopa Loodusdirektiivi II lisasse (EU Habitats Directive 1992). See liik kuulub ka Euroopa sammalde punasesse raamatusse (ECCB 1995). Mitmes riigis kuulub ta punase raamatu liikide nimekirja ja/või on võetud riikliku kaitse alla (Gärdenfors 2005; Laaka-Lindberg *et al.* 2009; Štechová & Holá 2010; Cusell *et al.* 2013). Alates 1994. aastast on läikiv kurdsirbik Eestis looduskaitse all. Eestis on see liik ohulähedaste (NT) liikide kategoorias ning kuulub looduskaitsealuste liikide III kaitsekategooriasse (E-Elurikkus 2008).

Tavasirbik (*Drepanocladus cossonii* (Schimp.) Hedenäs) on tavaline madal- ja siirdesoodes ning soostunud niitudel esinev liik, eelistades lubjarikkamaid (pH 5,7-7,0) ja valgusküllaseid kasvukohti (Štechová *et al.* 2008). Liiki peetakse külmalembeseks (Dierßen 2001). Eestis on ta sage, kasvades erinevat tüüpi märgaladel, eelistades siingi lubjarikkamaid kasvukohti (Ingerpuu *et al.* 1998).

Harilik teravtipp (*Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske) on kosmopoliitse levikuga vähenõudlik liik, mis kasvab nii märjemates kui ka ajuti kuivades kasvukohtades, nii ava- kui ka metsakooslustes. Liik kasvab peamiselt madal- ja siirdesoodes, soostumatel niitudel, madalsoo- ja lodumetsades ning veekogude kallastel. Ta talub hästi keskmiselt happelist (pH 4,1–4,8) kuni subneutraalset (pH 5,7–7,0) keskkonda, samuti talub ka keskmist kuni tugevat inimõju (Ingerpuu *et al.* 1998; Dierßen 2001).

2.2. Katse metoodika

Katseks vajalikud samblad koguti 2013 aasta sügisel Otepää Looduspargist Arula Peräjärve äärsest madalsoost (Joonis 2). Kaitsealuse samblaliigi kogumiseks küsiti Keskkonnaametist kogumisluba (21.07.2013, nr 1.4.1/13/353). Kogutud samblavõsud hoiti jahedas kuni katse alustamiseni.



Joonis 2. Uurimisaluste liikide kogumiskoht Arula Peräjärve äärses madalsoos (Eesti Ortofoto 2011).

Laborikatse viidi läbi Tartu Ülikooli Raja tn. katsebaasis kasvukambrites *Percival Scientific Intellus Control System*, mudel E-35L ja *Sanyo Versatile Environmental Test Chamber*, mudel MLR-351H. Katses kasutati 2,5 cm pikkuseks lõigatud samblavõsudid. Liike

kasvatati kasvukambris ühe kuu jooksul 4 cm läbimõõduga topsides. Igasse topsi pandi kokku 12 samblavõsu liikide kolmes erinevas kombinatsioonis: 1) ainuliigiline segu, (12 võsu): 2) kahe liigi segu (6 + 6 võsu) ja 3) kolme liigi segu (4+4+4 võsu). Kõiki kombinatsioone kasvatati kahel erineval veetasemel: madal (2 ml) ja kõrge (10 ml); kahel temperatuuritasemel: madal (15 °C) ja kõrge (25 °C) ja kahel erineval valgustatuse tingimusel: valgus (keskmiselt 13770 lux) ja varjus (1060 lux). Veetaset kontrolliti iga päev ja vajadusel lisati topsidesse vajaliku taseme püsimiseks destilleeritud vett. Et samblavõsud ei vajuks kõrges vees kaldu, toestati neid vajadusel filterpaberist rõngaga (Joonis 3).



Joonis 3. Topsid filterpaberist rõngastega toestatud samblavõsudega katse lõpus.

Varjutamiseks kasutati valgust hajutavat aiandusvõrku, mis vähendas valgust 13 korda. Uuritavate liikide iga kirjeldatud kombinatsiooniga topse oli katses 10-s korduses, seega oli katses kokku 480 topsi. Kasvukambrite tingimuste võimalike erinevuste ühtlustamiseks kasvatati topse kaks nädalat ühes kasvukambris ning seejärel samadel tingimustel sama aja jooksul teises kasvukambris.

Katse alguses ja lõpus hoiti märgi võsusid 3 sekundit filterpaberi vahel liigse vee eemaldamiseks ning seejärel kaaluti võsude mass kaaluga Acculab Vicon VIC-303, täpsusega 0,001 g. Kõiki samblaliike kaaluti koos topsiga, vältimaks samblaosakeste kaduma minekut. Lisaks kaalutud biomassile loendati katse alguses ja lõpus külgokste arv igal võsul ja mõõdeti võsu pikkus ning viimase külgoksa kaugus võsu tipust.

Välitööd ja laborikatse on läbi viidud valdavas osas autori poolt. Kogutud liikide õigsust kontrollisid Kai Vellak ja Nele Ingerpuu. Töö autor on teostanud iseseisvalt ka valdava osa mõõtmistest ja andmete töötlustest.

2.3. Andmete analüüs

Andmetöötluses on kasutatud kümne topsi keskmisi mõõtmistulemusi. Veetaseme, valguse, temperatuuri ning naaberliikide olemasolu mõju liikide pikkuskasvule, biomassile ning okste moodustumisele hinnati üldistatud lineaarsete mudelite alusel, kasutades programmpaketti Statistica 10.0. Valguse, temperatuuri ja veetaseme mõju liikide juurdekasvule ja massile ning okste moodustamisele hinnati ühe- ja mitmefaktorilise dispersioonanalüüsi abil (*one-way ANOVA* ja *Factorial ANOVA*). Rühmade keskmiste väärtuste võrdlemiseks kasutati Tukey HSD testi. Statistiliselt oluliseks peeti erinevusi, kui $p < 0,05$. Läikiva kurdsirbiku morfomeetriliste parameetrite omavaheliste seoste hindamiseks kasutati Spearmani astakorrelatsiooni.

Välitöödel kogutud liikide tõendmaterjalid säilitatakse Tartu Ülikooli Loodusmuuseumi sammalde herbaariumis. Sammaltaimede eesti- ja ladinakeelsete nimede aluseks on Eesti sammalde nimestik 2009 (Ingerpuu *et al.* 2011). Soontaimede nimede aluseks on Eesti taimede määraja (Leht *et al.* 2007).

3. Tulemused

3.1. Keskkonnatingimuste mõju liikide kasvubioloogiale

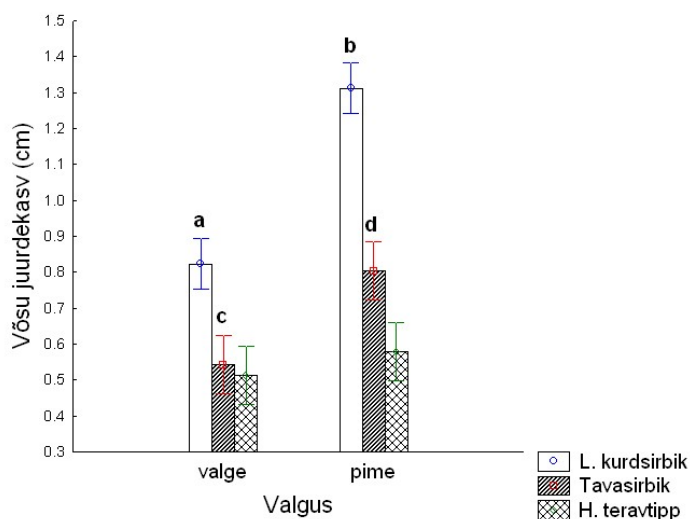
Kõik liigid olid katse jooksul (1 kuu) pisut pikemaks kasvanud. Kõige suurem keskmine juurdekasv oli läikival kurdsirbikul. Samuti oli selle liigi viimase külgoksa kaugus tipust katse lõpuks kõige suurem. Kõige vähem oli keskmiselt pikemaks kasvanud harilik teravtipp ning tema keskmine viimase külgoksa kaugus tipust oli katse lõpuks väiksem kui katse alguses. Külgoksi oli katse lõppedes keskmiselt kõige rohkem läikival kurdsirbikul ja kõige vähem tavasirbikul (Tabel 1).

Tabel 1. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ja hariliku teravtipu morfomeetriliste mõõtmete keskmised väärtused enne ja pärast katset.

	Läikiv kurdsirbik		Tavasirbik		Harilik teravtipp	
	Enne	Pärast	Enne	Pärast	Enne	Pärast
Võsu pikkus (cm)	2,5	3,5	2,5	3,1	2,5	2,9
Külgokste arv (tk)	11	14	10	11	11	13
Viimase külgoksa kaugus võsu tipust (mm)	3,7	6,4	4,4	6,6	7,5	6,4

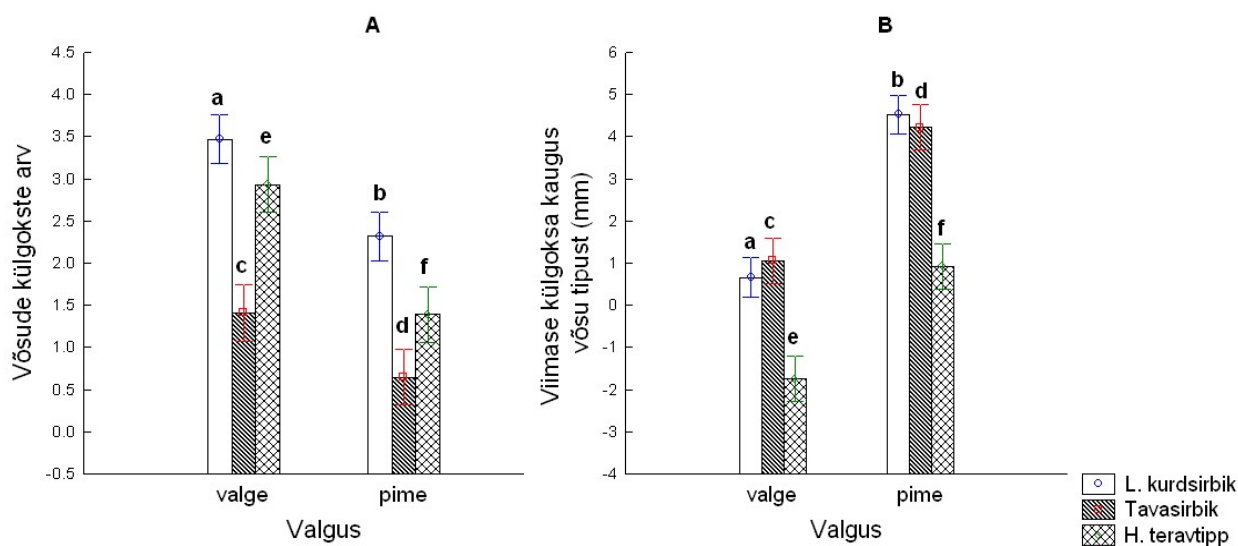
3.1.1. Valgus

Kõikide liikide võsud kasvasid varjus paremini kui tugeva valguse käes (Joonis 4). Valgus ei mõjutanud oluliselt liikide biomassi, kuigi kõik kolm liiki olid katse lõpus valges kasvades pisut raskemad kui pimedas kasvades. Läikiva kurdsirbiku ja tavasirbiku võsude pikkuskasv jäi valges oluliselt väiksemaks kui pimedas kasvades, hariliku teravtipu pikkuskasvu valgustingimuste erinevus oluliselt ei mõjutanud (Joonis 4).



Joonis 4. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ja hariliku teravtipu võsude keskmine juurdekasv (\pm SD) erinevates valgustingimustes. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

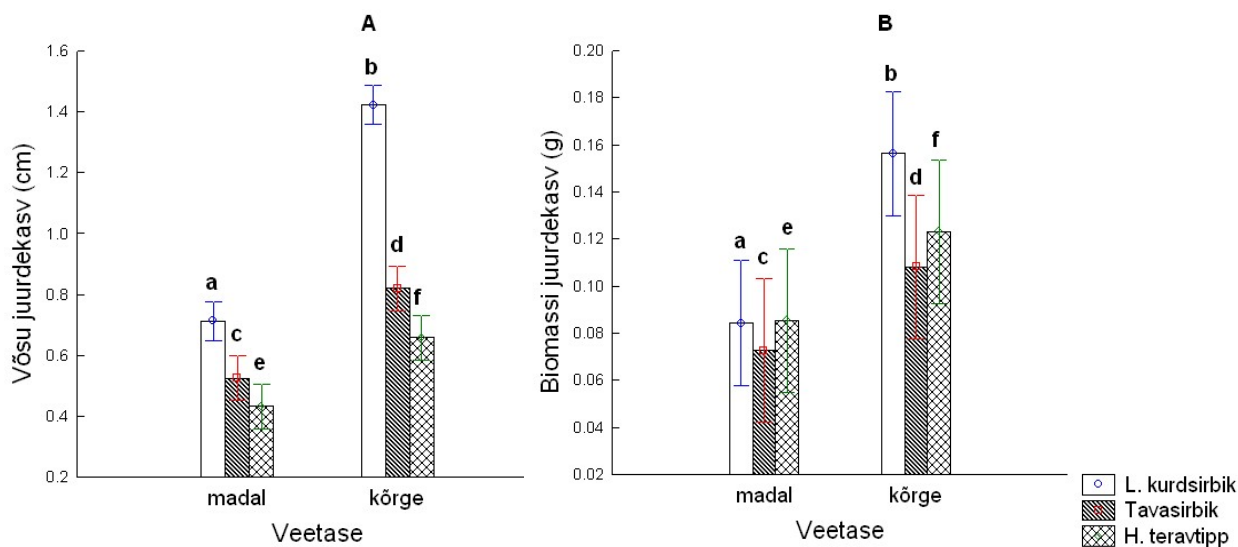
Külgokste arv oli valges kasvades kõikidel liikidel oluliselt suurem kui pimedas kasvades (Joonis 5A). Viimase oksa kaugus võsu tipust oli kõikidel liikidel katse lõpus pimedas kasvades oluliselt suurem kui valges kasvades (Joonis 5B).



Joonis 5. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ja hariliku teravtipu keskmine külgokste arv (\pm SD) (A) ja viimase oksa kaugus võsu tipust (\pm SD) (B) kasvades erinevates valgustingimustes. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

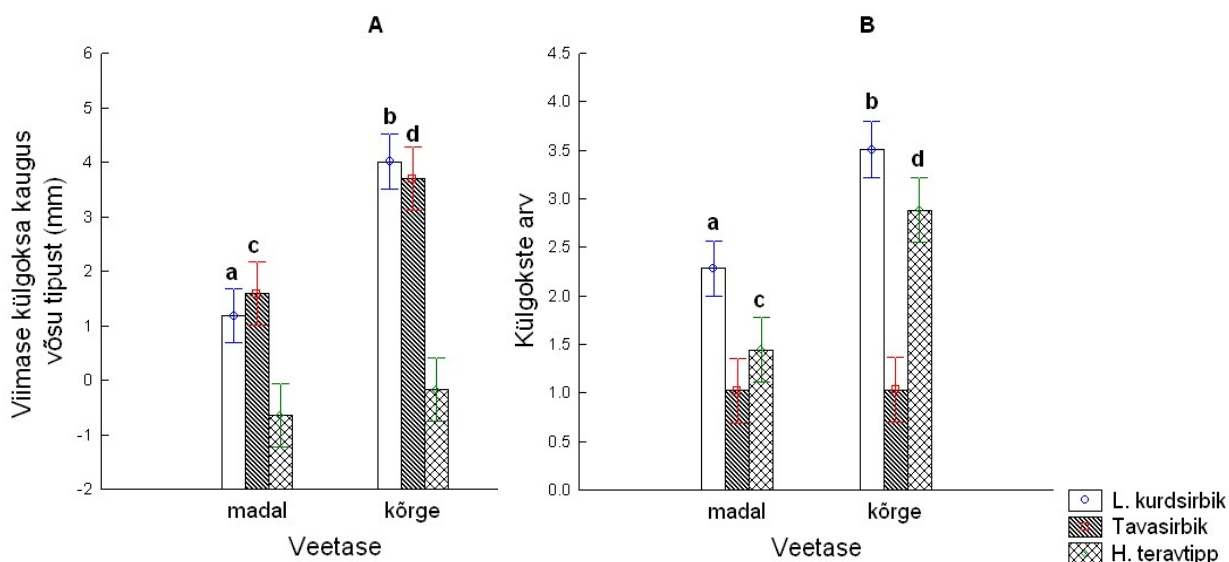
3.1.2. Veetase

Kõik kolm uuritud liiki kasvasid oluliselt pikemaks (Joonis 6A) ja kaalusid oluliselt rohkem kõrgema veetaseme korral (Joonis 6B).



Joonis 6. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ning hariliku teravtipu võsude pikkuskasv (\pm SD) (A) ja biomassi juurdekasv (\pm SD) (B) erinevate veetasemetega tingimustes. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

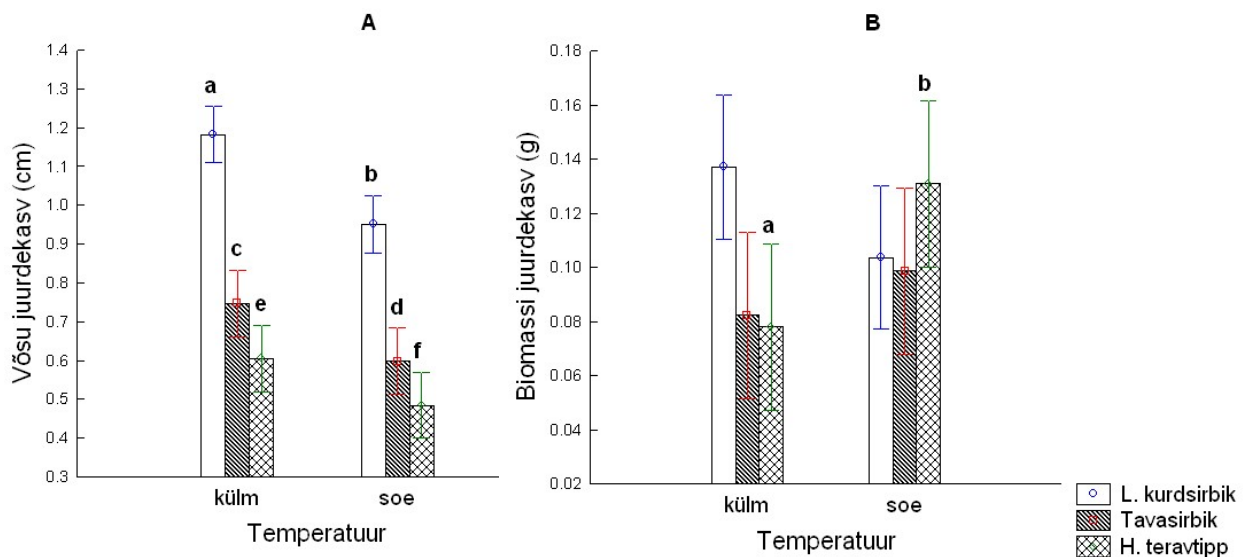
Kõikide liikide puhul oli kõrge veetaseme korral viimase külgoksa kaugus võsu tipust suurem kui madala veetaseme juures, kuid hariliku teravtipu puhul oli see erinevus mitteoluline (Joonis 7A). Läikiva kurdsirbiku ja hariliku teravtipu võsudel moodustus kõrges vees rohkem külgoksi, kuid tavasirbiku võsudel jäi külgokste arv nii kõrges kui ka madalas vees samaks (Joonis 7B).



Joonis 7. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ning hariliku teravtipu võsude viimase külgoksa keskmine kaugus (\pm SD) võsu tipust (A) ning külgokste keskmine arv (\pm SD) (B) kasvades madalal ja kõrgel veetasemel. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

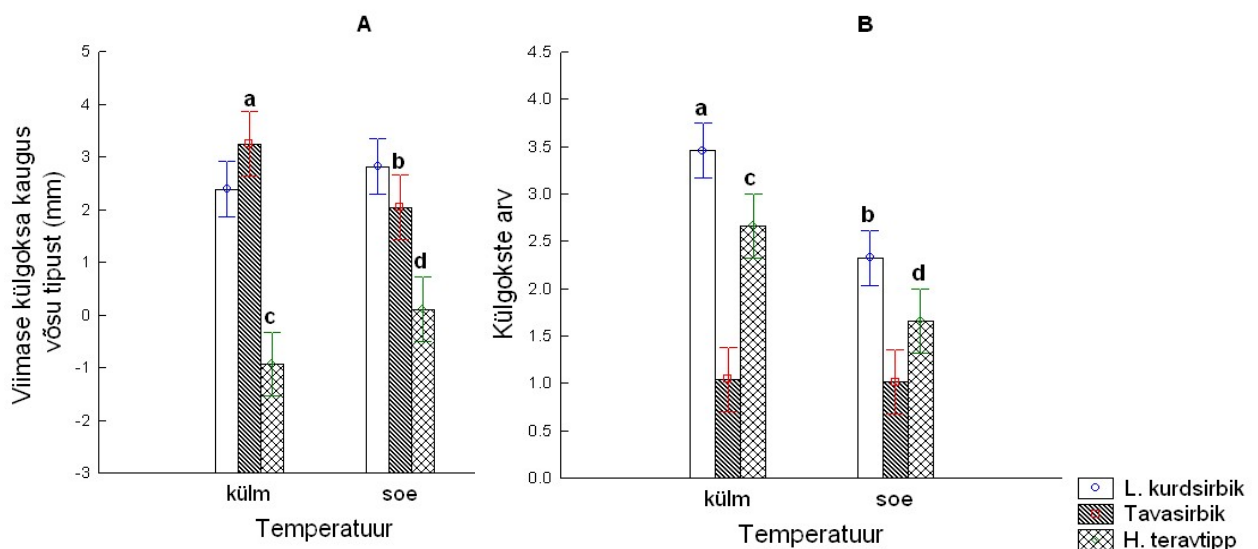
3.1.3. Temperatuur

Kõik liigid kasvasid oluliselt pikemaks madalal temperatuuril võrreldes kõrgema temperatuuriga (Joonis 8A). Soojas kasvades oli aga hariliku teravtipu biomass katse lõpus oluliselt suurem võrreldes teiste liikidega. Ka tavasirbiku biomassi juurdekasv oli soojas kasvades pisut suurem, kuid erinevus oli mitteoluline. Läikiva kurdsirbiku biomassi juurdekasv oli aga külmas kasvades suurem kui soojas, kuid erinevus oli samuti mitteoluline (Joonis 8B).



Joonis 8. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ning hariliku teravtipu võsude keskmine pikkuskasv (\pm SD) (A) ja keskmine biomass juurdekasv (\pm SD) (B) kasvades erinevatel temperatuuridel. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

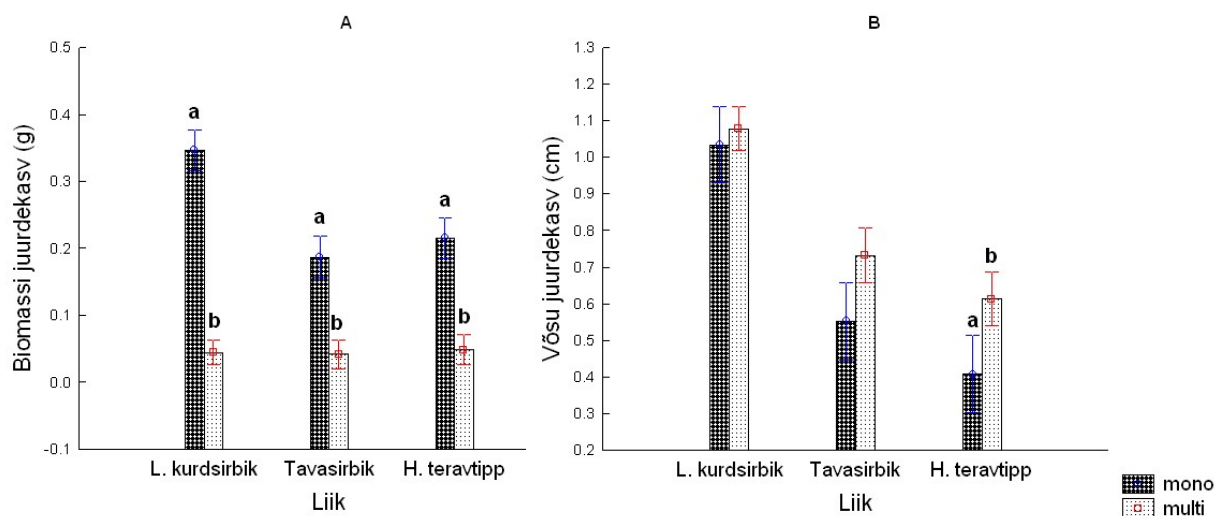
Läikiva kurdsirbiku ja hariliku teravtipu viimase külgoksa kaugus võsu tipust oli soojas kasvades suurem, kuid võrreldes külmas kasvanud võsudega oli läikiva kurdsirbiku puhul see erinevus mitteoluline (Joonis 9A). Vastupidiselt neile oli aga tavasirbiku võsudel viimane külgoks külmas kasvades oluliselt kaugemal võsu tipust kui soojas kasvanud võsudel (Joonis 9A). Samas, soojas kasvades moodustus nii läikival kurdsirbikul kui ka harilikul teravtipul oluliselt vähem külgoksi, tavasirbikul sellist erinevust ei selgunud (Joonis 9B).



Joonis 9. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ning hariliku teravtipu viimase külgoksa keskmine kaugus (\pm SD) võsu tipust (A) ja keskmine külgokste arv (\pm SD) (B) külmas ja soojas kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

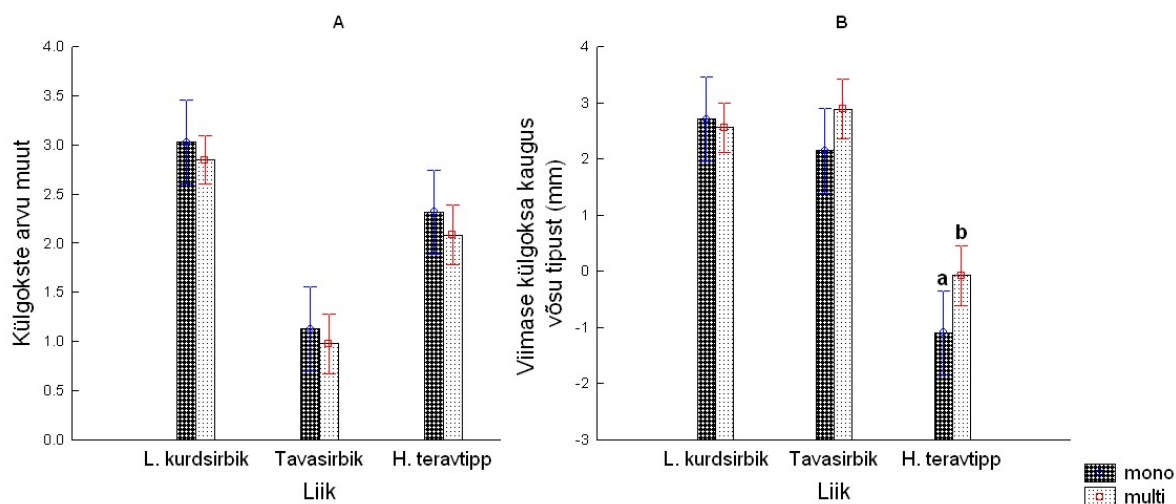
3.2. Naaberliikide mõju liikide kasvubioloogiale

Teiste liikide juuresolu mõjutas kõikide uuritud samblaliikide kasvu. Kuna kahe liigi segu ja kolme liigi segu ei andnud oluliselt erinevaid tulemusi, siis edaspidistes analüüsides ühendati kahe- ja kolmeliigilised katsesegud ning nimetati multikultuuriks. Kõik kolm liiki kasvasid paremini monokultuuris kui liikide segus (multikultuuris) sest nende biomass monokultuuris kasvades oli oluliselt suurem kui liikide segus kasvades (Joonis 10A). Koos kasvades oli kõikide liikide võsude pikkuskasv veidi suurem, kuid vaid harilik teravtipp kasvas naabrite juuresolekul oluliselt pikemaks (Joonis 10B).



Joonis 10. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ning hariliku teravtipu biomassi keskmine juurdekasv (\pm SD) (A) ja võsu keskmine juurdekasv (\pm SD) (B) mono- ja multikultuuris kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

Kuigi monokultuuris kasvades oli kõikidel liikidel moodustunud veidi enam külgoksi kui multikultuuris kasvades (Joonis 11A), ei avaldanud teiste liikidega kooskasvamine olulist mõju külgokste moodustumisele ühegi katsealuse liigi puhul. Läikival kurdsirbikul oli ainukesena katse lõpus viimase külgoksa kaugus tipust väiksem multikultuuris kasvades kui ainuliigilisena kasvades, kuid erinevus oli mitteoluline (Joonis 11B). Tavasirbikul ja harilikul teravatipul oli multikultuuris kasvades viimase külgoksa kaugus võsu tipust suurem võrreldes monokultuuris kasvanud võsudega, kuid oluliselt erinev oli see vaid hariliku teravtipu puhul (Joonis 11B).



Joonis 11. Läikiva kurdsirbiku, tavasirbiku ning hariliku teravtipu külgokste keskmise arvu muutus (\pm SD) (A) ja viimase oksa keskmise kauguse muutus (\pm SD) võsu tipust (B) mono- ja multikultuuris kasvanud võsudel. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi ($p < 0,05$).

3.3. Naaberliikide ja keskkonnatingimuste mõju läikiva kurdsirbiku pikkuskasvule ning biomassile.

Läikiva kurdsirbiku viimase külgoksa kaugus võsu tipust ja okste arv võsul olid olulises positiivses korrelatsioonis võsu juurdekasvuga (Tabel 2) ning seetõttu hinnati naaberliikide ja keskkonnatingimuste mõju võsu juurdekasvule ja biomassile.

Tabel 2. Läikiva kurdsirbiku võsudel loendatud ja mõõdetud tunnuste keskmised väärtused ja nendevahelised korralatsioonikordajad. Statistiliselt olulised seosed ($p < 0,05$) on tähistatud tärniga*.

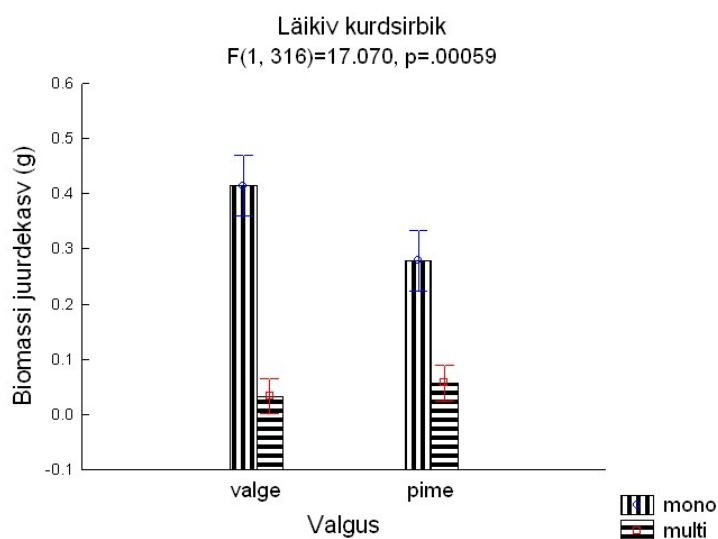
	Keskm.	SD	Võsu juurdekasv	Biomassi juurdekasv	Viimase külgoksa kaugus võsu tipust	Külgokste arv
Võsu juurdekasv	1,07	0,64	1	0,14*	0,57*	0,42*
Biomassi juurdekasv	0,12	0,22	0,14*	1	0,03	0,14*
Viimase külgoksa kaugus võsu tipust	2,59	3,76	0,57*	0,03	1	-0,15*
Külgokste arv	2,89	2,21	0,42*	0,14*	-0,15*	1

Nii valgustingimustel, temperatuuril kui veetasemel oli oluline mõju läikiva kurdsirbiku pikkuskasvule ja biomassile. Naabrite olemasolul ei olnud olulist mõju läikiva kurdsirbiku pikkuskasvule, kuid mõju oli oluline biomassile (Tabel 3).

Tabel 3. Naaberliikide ja keskkonnatingimuste mõju läikiva kurdsirbiku pikkuskasvule ja biomassile (*Factorial* ANOVA tulemused). Statistiliselt olulised väärtused on paksus kirjas ($p < 0,05$).

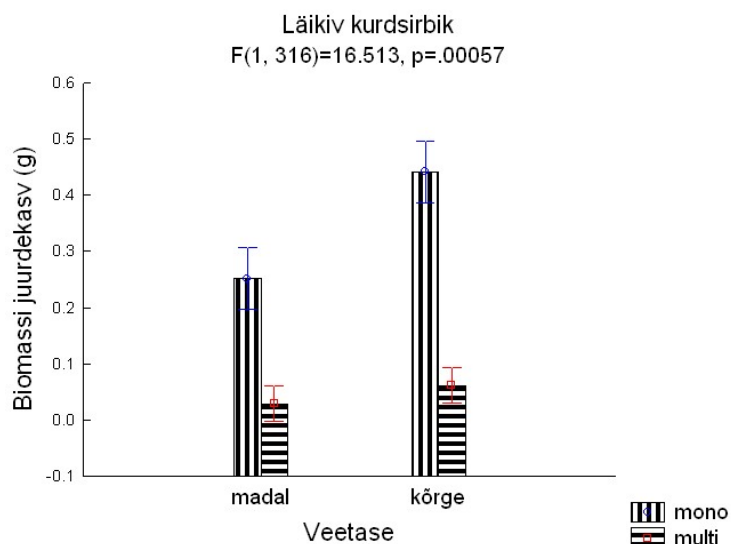
Manipulatsioon	df	Pikkus		Biomass	
		F	p	F	p
Naabrite olemasolu	1	0,73	0,39	243,6	<0,01
Temperatuur	1	15,17	<0,01	32,05	<0,01
Valgus	1	95,50	<0,01	8,34	<0,01
Veetase	1	215,51	<0,01	33,04	<0,01
Naabrid*Temperatuur	1	1,43	0,23	61,84	<0,01
Naabrid*Valgus	1	0,16	0,69	17,07	<0,01
Naabrid*Veetase	1	2,92	0,09	16,5	<0,01
Temperatuur*Valgus	1	0,41	0,53	10,78	<0,01
Temperatuur*veetase	1	56,28	<0,01	0,66	0,42
Valgus*Veetase	1	12,93	<0,01	18,47	<0,01

Läikiva kurdsirbiku biomass oli oluliselt suurem monokultuuris kasvades olenemata valgustatuse tasemest. Multikultuuris ning erinevatel valgustingimustel kasvades liigi biomassi juurdekasv oluliselt ei erinenud (Joonis 12).



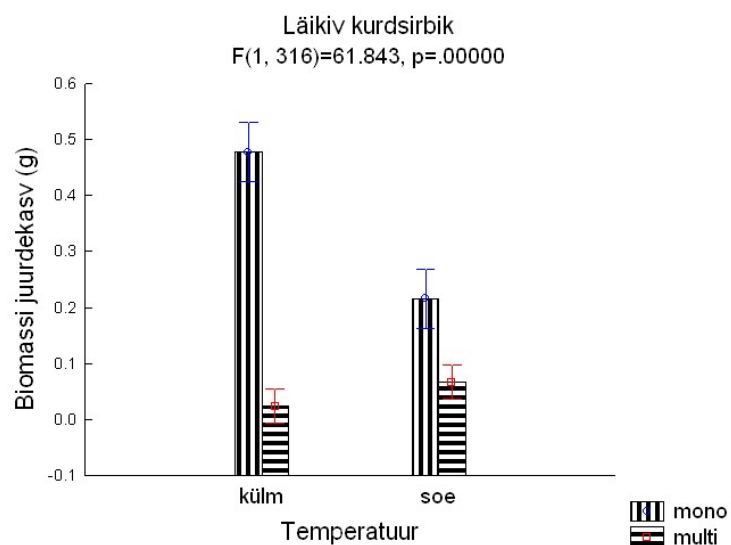
Joonis 12. Läikiva kurdsirbiku biomassi keskmine juurdekasv (\pm SD) kasvades mono- ja multikultuuris erinevates valgustingimustes.

Ka madala ning kõrgema veetaseme juures mõjutas teiste liikidega koos kasvamine oluliselt läikiva kurdsirbiku biomassi, kasvades oluliselt paremini kõrge veetaseme puhul ning ainuliigilises segus. Teiste liikidega koos kasvades oli läikival kurdsirbikul nii madalas kui ka kõrges vees biomassi juurdekasv väike (Joonis 13). Läikiva kurdsirbiku võsude juurdekasvu naabrite esinemine erinevatel veetasemetel ei mõjutanud (Tabel 3).



Joonis 13. Läikiva kurdsirbiku biomassi keskmine juurdekasv (\pm SD) mono- ja multikultuuris kasvades erinevatel veetasemetel.

Nii soojas kui ka külmas kasvades oli läikiva kurdsirbiku biomass katse lõpus suurem üksi kasvades kui koos naabritega kasvades (Joonis 14).



Joonis 14. Läikiva kurdsirbiku biomassi keskmine juurdekasv (\pm SD) mono- ja multikultuuris kasvades erinevatel temperatuuridel.

4. Arutelu ja järeldused

Soodes kasvavad samblad on ohustatud eeskätt nende kasvukohatingimuste halvenemise või hävimise tõttu. Eriti tundlikud on liigid, mis on nõudlikud teatud keskkonnatingimuste suhtes ning on seetõttu ka lokaalsema levikuga. Ka kurdsirbikuid ohustab kõige enam just veerežiimi muutumine kasvukohtade kuivendamise tagajärjel (E-Elurikkus 2008). Ohuks on ka kuivendamisega kaasnev kasvukohtade kinnikasvamine, mis halvendab valgustingimusi. Üks olulisemaid ohutegureid on ka veekogude eutrofeerumine põllumajandusliku tegevuse tagajärjel, esmajoonel rohke väetiste kasutamine (Joint Nature Conservation Committee 2007). Suurenev toitainete sisaldus veekogudes soodustab suuremate soontaimede ja ökoloogiliselt vähenõudlike liikide kasvu ning need võivad lämmatada konkurentsivõimelisi nõrgemaid ja kitsama ökoloogilise amplituudiga liike, eelkõige samblaid. Ka suur majandustegevuskoormus (näiteks karjatamine, niitmine vm) võib viia kasvukoha eutrofeerumiseni ning seeläbi valitseva taimestiku struktuuri ja koosseisu muutumiseni. Samuti võib kooslus degenereeruma hakata ka traditsioonilise majandustegevuse lakkamisel, näiteks niitude majandamata jätmisel toimub nende kinnikasvamine (Conant *et al.* 2001). Väga oluliseks kooslust kahjustavaks ja kurdsirbikute levikut piiravaks teguriks peetakse soode kuivendamist (E-Elurikkus 2008). Kuivendamise tagajärjel muudetakse veerežiim täielikult ja domineerima hakkavad ökoloogiliselt vähemnõudlikumad taimed, mille tõttu kasvukohatingimuste suhtes nõudlikumad liigid, sealhulgas ka kurdsirbikud, kaovad. Külmalembeste liikidena võivad kurdsirbikud olla ohustatud ka üldise kliimasoojenemise tõttu (Conservation Status Assessment Report 2007).

Taimeliike klassifitseeritakse deduktiivse lähenemise järgi harulduse kategooriatesse nende loodusliku leviku ning elupaiga nõudluste põhjal (Reier 2007). Enamasti peetakse haruldaseks liike, millel on kitsas ökoloogiline amplituud ning erilised nõuded kasvukohale. Igasugune muutus nende liikide kasvukohatingimustes võib põhjustada liigi kadumist. Näiteks pisilina (*Radiola linoides*), mis kuulub Eestis I kaitsekategooria alla, kasvab ainult rabastuval liival ning on ülitundlik veetaseme, valgustingimuste ning konkurentsuhete muutusele (Roosaluste & Kukk 2001). Ka ainult allikalistes madalsoodes kasvav harjakas tahuksammal (*Meesia longiseta*) on enamuses oma kasvukohtadest kadunud inimtegevuse tagajärjel nii Eestis (Vellak 2002) kui ka kogu Euroopas (Laaka-Lindberg *et al.* 2009). Haruldased liigid võivad olla tundlikumad ka üksikute keskkonnaparameetrite muutustele. Hollandi nõmmedel näidati, et haruldased liigid võivad võrreldes tavaliste liikidega omada

kitsamat ökoloogilist amplituudi just mulla biokeemiliste parameetrite suhtes (Kleijn *et al.* 2008), mistõttu haruldased liigid on nõrgemad just vastava parameetri muutuste suhtes ning jäävad konkurentsivõimeliste liikidega kaotajaks. Tehtud katse tulemused näitavad, et kuigi samblaliikidel oli mõningaid erinevusi kasvukohatingimuste (valgus, veetase, temperatuur) suhtes, võib sageli kooskasvatel liikidel olla ka palju sarnaseid jooni. Sarnastel kasvukohtadel kasvavad haruldased liigid ning tavaliigid ei pruugigi olla ökoloogiliste nõudluste osas väga erinevad, kuid ka väike muutus kasvukohatingimustes võib mõjutada just ökoloogiliselt tundlikuma liigi kasvu ja elujõulisust.

Katsetulemuste põhjal selgus, et avakooslustes kasvavad liigid läikiv kurdsirbik ja tavasirbik püüdnud varjutingimustes pikemaks kasvades paremate valgustingimuste poole. Sarnaselt käitusid varem läbi viidud kasvuhoonekatses (Jägerbrand & During 2005), kus kasutati kunstlikku varjutamist, ka harilik laanik (*Hylocomium splendens*) ja villhärmik (*Racomitrium lanuginosum*). Varjutamine põhjustas mõlemal liigil pikkuskasvu suurenemise ja väiksema biomassi produktsiooni. Ka soontaimedel on täheldatud, et taimed, mis kasvavad tiheda taimestikuga aladel konkureerivad valguse pärast ja reageerivad valguse intensiivsusele varju vältimise sündroomi abil (*SAS shade avoidance syndrome*). SAS avaldub võsude pikkuskasvu suurenemises, lehtede asetuse muutumises ning varajasema õitsemise alustamise näol, mis soodustab taimede elujõulisust (Vandenbussche *et al.* 2005; Franklin 2008). Samas, ökoloogiliselt vähenõudlik nii ava- kui metsakooslustes kasvav harilik teravtipp panustas meie katses erinevates valgustingimustes kasvades võrdselt vähe pikkusesse kasvamisele. Kuna katses rakendatud erinevad valgustingimused oluliselt hariliku teravtipu biomassi ja pikkuskasvu ei mõjutanud, võib järeldada, et liik on valguse suhtes indiferentsem kui läikiv kurdsirbik või tavasirbik. Valgemas kasvades moodustus kõikidel liikidel rohkem külgoksi ning viimane külgoks oli tipule lähemal kui pimedas kasvades. Ka eelnevad katsed hariliku teravtipuga on näidanud, et valgemas moodustub sel liigil rohkem külgoksi, mis viitab selle liigi ökoloogilisele plastilisusele (Bergamini & Peintinger 2002). Meie katses käitusid külgokste moodustamise osas samamoodi ka teised liigid. Seega saab meie tulemustel väita, et kuigi need liigid panustavad väheses valguses pikkuskasvu st. soodsamate valgustingimuste suunas, siis soodsates valgustingimustes panustavad nad sarnaselt ökoloogiliselt tolerantsema liigiga samuti külgokste moodustamisse. Ebasoodsates valgustingimustes võib harilik teravtipp hakata konkureerima näiteks läikiva kurdsirbikuga ning selle kasvu aeglustada, kuna ta on valgustingimuste suhtes tolerantsem ning saab

muutuvates tingimustes paremini hakkama. On leitud, et ökoloogiliste nõudluste poolest tolerantsemad liigid võivad konkurentsivõime haruldaste ning kitsa ökoloogilise amplituudiga liikidega edukamad olla (Goffinet & Shaw 2008; Vanderpoorten & Goffinet 2009). Antud tulemustega sarnaselt on ka varem katsetes näidatud, et harilik teravtipp võib läikiva kurdsirbikuga konkureerida (Štechová *et al.* 2008). Lisaks on tõestatud ka turbasammalde negatiivset mõju läikiva kurdsirbiku populatsiooni suurusele (Štechová *et al.* 2012). Samasuguse järelduse võib teha ka meie katsetulemuste põhjal. Läikiv kurdsirbik ning tavasirbik, keda on kirjanduses kirjeldatud kui valgusnõudlikke liike (Dierßen 2001), käitusid ka käesoleva töö katses sarnaselt. Kuigi valgus liikide biomassi juurdekasvule olulist mõju ei avaldanud, oli valgemates tingimustes kasvades kõikide liikide biomass suurem. Varjus kasvatatud samblad püüdsid valguse puudust kompenseerida võsude pikkuskasvu suurendamisega ning suurema arvu külgekstega. Varasemas katses on samuti testitud varjutatuse ja veetaseme mõju kolmele turbasambaliigile (*S. capillifolium*, *S. papillosum*, *S. recurvum*). Nende tulemustest selgus, et varjutatus vähendas liikide kasvu. Samas katses veetase ei avaldanud mõju sammalde kuivmassile, küll aga pikkuskasvule (Hayward & Clymo 1983).

Ka meie katses avaldas veetase mõju kõigi kolme liigi kasvule. Kõrgem veetase soodustas liikide pikkuskasvu ja biomassi juurdekasvu. Sarnast mõju on varasemates katsetes täheldatud turbasammalde puhul (Rydin 1993). Kõrges vees kasvasid kõikide uuritud liikide võsud pikemaks ning ka nende biomass oli suurem. Kõrges vees kasvades oli nii läikival kurdsirbikul kui ka tavasirbikul ülemise oksa kaugus võsu tipust suurem kui madalamal veetasemel. Samuti moodustas läikiv kurdsirbik sügavamas vees kasvades rohkem külgeksti. Rohkem külgeksti loendati ka sügavamal kasvanud hariliku teravtipu võsudel. Tavasirbiku külgekste arv võsudel oli sarnane nii madalas kui sügavas vees kasvades. Tulemused kinnitavad, et läikiv kurdsirbik, mida peetaksegi märgalade liigiks (Ingerpuu *et al.* 1998; Dierßen 2001; Hedenäs & Eldenäs 2007), kasvab edukamalt märjemates kasvukohtades, samas harilik teravtipp ja tavasirbik olid madalama veetaseme suhtes tolerantsemad. Kõige rohkem kasu lõikas veetaseme erinevusest läikiv kurdsirbik, kes kasvas kõrges vees oluliselt pikemaks, kelle biomassi juurdekasv oli suurem ning moodustus ka rohkem külgeksti. Tavasirbiku ja hariliku teravtipu kasv oli samuti kõrges vees parem, kuid erinevused madalas vees kasvades ei olnud oluliselt erinevad. See kinnitab, et nii tavasirbik

kui ka harilik teravtipp taluvad paremini vee defitsiiti kui läikiv kurdsirbik. Sammalde rakkude veesisaldust mõjutab aurumise kaudu oluliselt ka temperatuur.

Temperatuur avaldas mõju kõikide katsealuste liikide võsude pikkuskasvule ning kõik liigid kasvasid pikemaks madalamal temperatuuril (15 °C) võrreldes kõrgema temperatuuriga (25 °C). Ainult hariliku teravtipu biomass oli oluliselt suurem kasvades kõrgemal temperatuuril. Ka tavasirbiku biomass oli soojas kasvades suurem kui külmas kasvades, kuid erinevused olid ebaolulised. Kuigi mõju jäi ebaoluliseks, oli erinevalt teistest katses olnud liikidest läikiva kurdsirbiku biomass suurem madalamal temperatuuril. See tulemus on heas kooskõlas liigi varem teadaolnud ökoloogiliste nõudlustega, sest kirjanduse andmetel peetakse liiki just külmemaveeliste kasvukohtade liigiks (Dierßen 2001; Štechová & Kučera 2007; Štechová & Holá 2010). Läikiv kurdsirbik kasvas oluliselt paremini jahedamatel temperatuuridel kui kasvasid tavasirbik ja harilik teravtipp. Kõige tolerantsem oli uuritavatest liikidest harilik teravtipp, kes kasvas hästi ka kõrgemal temperatuuril. Kirjanduse andmetel eelistab tavasirbik mõõdukat temperatuuri, mis jääb läikiva kurdsirbiku ja hariliku teravtipu temperatuurinõudluste vahele (Dierßen 2001). Ka meie katses temperatuur tema kasvu oluliselt ei mõjutanud. Temperatuuri tõus tulevikus võib aga mõjutada jahedat kasvukohta eelistavate liikide, nagu läikiva kurdsirbiku, kasvu ning sellised liigid võivad hoopis kaduda (Čížková *et al.* 2013) või asenduda tolerantsemate liikidega nagu meie katses kasutatud laia levikuga tavasirbiku või hariliku teravtipuga. Samasugust võimalust liikide asendumiseks temperatuuri muutuste tagajärjel on täheldatud ka katsetes turbasammaldega (Gunnarsson *et al.* 2004; Bu *et al.* 2011).

Kirjanduse ülevaate põhjal mõjutavad ka naaberliigid sammalde kasvu (Glime 2007). Meie katse tulemustel selgus, et kõik liigid kasvasid edukamalt ainuliigilistes kogumikes võrreldes mitmeliigiliste segudega. Üksi kasvades oli kõikide liikide biomass katse lõpus suurem kui teiste liikidega koos kasvades. Naabrite suhtes oli kõige tundlikum haruldane liik – läikiv kurdsirbik. Tema biomass monokultuuris kasvades oli katse lõpus kõige suurem. Multikultuuris kasvades oli kõikide sammalde biomass sarnane. Seega kinnitavad ka meie katse tulemused, et teiste liikide olemasolu võib segada sammalde arengut ja kasvu (Glime 2007). See võib olla ka mõnede samblaliikide vähese leviku põhjuseks kitsa ökoloogilise amplituudi kõrval (Ingerpuu & Vellak 2013). Näiteks katses (Zheng *et al.* 2012), kus uuriti konkurentsi ja veetaseme mõju kolmele turbasamblale (*Sphagnum fallax*, *S. capillifolium*, *S. palustre*) mõjutas suurenev veetase monokultuuris kasvavate turbasammalde *S. fallax* ja

S. palustre pikkuskasvu ja horisontaalset levikut positiivselt. *S. capillifolium* pikkuskasv oli aga negatiivselt seotud veetasemega. Multikultuuris mõjutas veetase peamiselt liigi *S. fallax* pikkuskasvu ja katvust. Naabrite olemasolu ei suutnud takistada *S. fallax* laienemist, mis suurenes koos veetaseme suurenemisega. Kui veetase suurendas liigi *S. palustre* pikkuskasvu, siis mõlemad naabrid pärssisid tema laienemist. Liigi *S. capillifolium* laienemist veetase ja naabrite olemasolu ei mõjutanud. Uuring näitab, et liikide vahel toimub konkurentne hierarhia. *S. fallax* on konkurentsisis kõige tugevam ning *S. palustre* kõige nõrgem (Zheng *et al.* 2012). Samas võib naabrite juuresolek soodustada aga mõne liigi kasvu (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Ka antud katses olid naabritega koos kasvades tavasirbik ja harilik teravtipp edukamad. Enamasti konkurentset tõrjumist sammalde seas ei esine või on see väga aeglane, kuna mutualism on ülekaalus (Steel *et al.* 2004; Mälson & Rydin 2009), kuid sarnase suuruse puhul võib see toimuda (Goffinet & Shaw 2008; Vanderpoorten & Goffinet 2009). Sarnaselt eelnevatele uuringutele võib ka meie katsest järeldada, et läikiva kurdsirbiku kasvu võivad teised liigid pigem ikkagi takistada. Haruldased liigid võivad olla nii tugevamad kui ka nõrgemad konkurendid. Näiteks, võrreldes haruldast kõrget kannikest (*Viola elatior*) ja laia levikuga imekannikest (*Viola mirabilis*) leiti, et nad on erineva tugevusega konkureerijad. Kõrge kannikese laiemaks levikuks oli tal vaja nõrgemaid konkurente kui imekannike (Moora & Jõgar 2005). Kui harilik teravtipp oli kõige tugevam konkurent, siis läikiv kurdsirbik osutus meie katse tulemuste põhjal kõige nõrgemaks.

Katse tulemused näitasid, et läikiv kurdsirbik kasvas kõige paremini ainuliigilise kogumikuna. Varjus ja soojas kasvades ei suuda läikiv kurdsirbik naabrite juuresolekul olla piisavalt elujõuline ega suurendada võsude pikkuskasvu, et väheses valguses või soojemates tingimustes hakkama saada. Nii võib ta konkurentsisis teiste sammal- või soontaimedega alla jääda, sest nagu varasemad katsed samblaliikidega on näidanud, võib kasvuks soodsatel tingimustel liikide levikut ja kasvu piirata hoopiski liikidevaheline konkurents ning eelise saavad ökoloogiliselt tolerantsemad liigid (Rydin 1993; Mälson & Rydin 2009).

Kokkuvõtvalt võib öelda, et haruldase samblaliigi (läikiv kurdsirbik) nõudlused kasvukohatingimustele ei ole alati väga erinevad tavaliste soosammalde nõudlustest. Meie katse puhul olid kõik uuritavad liigid suuresti sarnaste ökoloogiliste nõudlustega. Siiski tavalised soosamblad, nagu tavasirbik ja harilik teravtipp, olid keskkonnamuutustele tolerantsemad ja seega võib neil olla konkurentsisis suurem eelis. Ka naabrite olemasolu avaldas olulist mõju kõikide liikide elujõulisusele. Kui tavasirbiku ja hariliku teravtipu kasvu

teiste liikide olemasolu soodustas, siis läikiva kurdsirbiku kasvule mõjus see pigem takistavalt. Seega keskkonnatingimuste muutumise tagajärjel (majandustegevus ja/või kliimamuutused) võib eelkõige ohustatud saada liik, mis on kitsama ökoloogilise amplituudiga ning võib jääda muutunud valgus-, niiskus- ja temperatuuritingimustes alla ökoloogiliselt tolerantsematele liikidele.

Kokkuvõte

Soodes kasvavad samblad on ohustatud peamiselt nende kasvukohatingimuste halvenemise või hävimise tõttu. Eriti tundlikud on liigid, mis vajavad spetsiifilisi keskkonnatingimusi ning on lokaalsema levikuga. Nii ka kurdsirbikuid ohustab kõige enam just veerežiimi muutumine kasvukohtade kuivendamine tagajärjel. Ohuks on ka kuivendamisega kaasnev kasvukohtade kinnikasvamine, mis halvendab valgustingimusi. Kasvukohti toitvate veekogude eutrofeerumine võib samuti viia populatsioonide kadumiseni. Väga oluline negatiivne mõju kurdsirbikute esinemisele on soode kuivendamisel. Kuivendamise tagajärjel muutub veerežiim täielikult ja domineerima hakkavad vähem nõudlikumad taimed, mille tõttu kurdsirbikud kaovad. Külmalembeste liikidena võivad kurdsirbikud olla ohustatud ka üldise kliimasoojenemise tõttu.

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida keskkonnatingimuste ning naaberliikide mõju kolmele madalsoos esinevale samblaliigile. Katsealusteks liikideks valiti Euroopa Loodusdirektiiviga kaitstud ja ka Eestis haruldane liik – läikiv kurdsirbik (*Hamatocaulis vernicosus*) ning kaks madalsoos esinevat tavalist liiki: tavasirbik (*Drepanocladus cossonii*) ja harilik teravtipp (*Calliergonella cuspidata*). Labori eksperimendis uuriti valguse kättesaadavuse, veetaseme ja temperatuuri, samuti naaberliikide mõju katsealuste liikide biomassi juurdekasvule, võsude pikkuskasvule ning külgokste arvukusele. Katse käigus otsiti vastuseid küsimustele 1) kas haruldase samblaliigi nõudlused kasvukohatingimustele on erinevad võrreldes tavaliste soosammalde nõudlustega ning 2) kas ja kuidas mõjutavad naaberliigid üksteise kasvu.

Läbiviidud laborikatse põhjal võib öelda, et haruldase samblaliigi (läikiv kurdsirbik) nõudlused kasvukohatingimustele ei erine alati tavaliste soosammalde omadest. Meie katse puhul olid kõik uuritavad liigid suuresti sarnaste ökoloogiliste nõudlustega. Siiski, tavalised soosamblad, tavasirbik ja harilik teravtipp, olid keskkonnamuutustele tolerantsemad ja seega võib neil olla konkurentsivõime suurem eelis. Ka naabrite olemasolu oli kõikide liikide kasvu oluline mõjutaja. Kui tavasirbiku ja hariliku teravtipu kasv teiste liikidega koos kasvades oli edukam, siis läikiva kurdsirbiku kasvule mõjus see takistavalt. Seega võib ökoloogiliselt nõudlikum liik jääda keskkonnatingimuste muutumise tulemusel kasvubioloogias alla tolerantsematele liikidele ning aja jooksul oma leiukohast kaduda.

Factors affecting the growth of bryophytes: experiments with three fen species

Summary

Bryophytes are mainly endangered due to their habitat degradation or destruction. Particularly sensitive are species with limited distribution due to specific ecological demands. Like other fen species *Hamatocaulis vernicosus* is mostly endangered by changes in water table depth. As a result of drainage, drainage associated inosculation, that deteriorates light conditions is also one of the threats. Since *H. vernicosus* prefers cool temperatures it may also be at a risk due to global warming.

The aim of this study was to explore the impact of neighbouring species and environmental conditions on three fen bryophyte species. The effect of neighbouring bryophyte species, light, water availability and temperature on bryophyte biomass, shoot elongation and branching were analyzed. Three species were included to the experiment: *Hamatocaulis vernicosus* protected in Estonia and in EU; *Drepanocladus cossonii* and *Calliergonella cuspidata* – common species in whole Europe. We searched answers to two main questions 1) whether the ecological demands for habitat conditions of rare fen species differ from common fen species, and 2) whether and how neighbouring species affect each others growth.

Our results show that ecological demands of rare species like *Hamatocalis vernicosus* are not always different from the demands of common fen species. However common species are more tolerant to changing ecological conditions. In our experiment, the ecological demands of all test species were generally similar. However, common fen species *D. cossonii* and *C. cuspidata*, were more tolerant to environmental changes, and thus had a greater competitive advantage. Also, the presence of neighbouring species played an important role in the viability of all species. The presence of neighbouring species facilitated the growth of *D. cossonii* and *C. cuspidata* while the growth of *H. vernicosus* was prohibited. We can conclude that distribution of species with specific ecological demands may diminish due to climate changes and human impact and consequent overgrowth by species more tolerant of such changes.

Tänuavaldused

Tänan oma juhendajat Kai Vellakut väärtuslike nõuannete eest töö teostamisel ning abivalmiduse ja mõistva suhtumise eest kogu magistritöö kirjutamise ajal. Sammalde morfomeetrilistel mõõtmistel olid abiks Triin Anier, Triina Heinleht, Indrek Hiiesalu ja Mari Müür. Tänan kõiki, kes selle töö valmimisele on kaasa aidanud.

Kasutatud kirjandus

- Bergamini, A. & Pauli, D. (2001) Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology*, **89**, 920–929.
- Bergamini, A. & Peintinger, M. (2002) Effects of light and nitrogen on morphological plasticity of the moss *Calliergonella cuspidata*. *Oikos*, **96**, 355–363.
- Blockeel, T.L., Bednarek-Ochyra, H., Ochyra, R., Hájková, P., Hájek, M., Kučera, J., Müller, F., Olivá, G., Parolly, G., Porley, R.D., Rams, S., Séneca, A., Sérgio, C., Townsend, C.C., Tyshchenko, O. & Vieira, C. (2006) New national and regional bryophyte records, 13. *Journal of Bryology*, **28**, 151–155.
- Bowles, M.L., Kelsey, P.D. & McBride, J.L. (2005) Relationships among environmental factors, vegetation zones, and species richness in a North American calcareous prairie fen. *Wetlands*, **25**, 685–696.
- Bragg, O.M. & Tallis, J.H. (2001) The sensitivity of peat-covered upland landscapes. *Catena*, **42**, 345–360.
- Bu, Z.-J., Rydin, H. & Chen, X. (2011) Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland bryophytes. *Oecologia*, **166**, 555–63.
- Bu, Z., Zheng, X., Rydin, H., Moore, T. & Ma, J. (2013) Facilitation vs. competition: Does interspecific interaction affect drought responses in *Sphagnum*? *Basic and Applied Ecology*, **14**, 574–584.
- Čížková, H., Květ, J., Comín, F. & Laiho, R. (2013) Actual state of European wetlands and their possible future in the context of global climate change. *Aquatic sciences*, **75**, 3–26.
- Conant, R.T., Paustian, K. & Elliott, E.T. (2001) Grassland management and conversion into grassland: Effects on soil carbon. *Ecological Applications*, **11**, 343–355.
- Conservation Status Assessment Report. (2007) Conservation Assessment of Slender Green Feather-Moss Moss (*Hamatocaulis Vernicosus* (Mitt.) Hedenäs) in Ireland. – *Drepanocladus Vernicosus* (*Hamatocaulis Vernicosus*): 1393.

- Cronberg, N., Rydgren, K. & Økland, R. (2006) Clonal structure and genet-level sex ratios suggest different roles of vegetative and sexual reproduction in the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Ecography*, **1**, 95–103.
- Csintalan, Z. (1999) Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. *Annals of Botany*, **84**, 235–244.
- Cusell, C., Lamers, L.P.M., van Wirdum, G. & Kooijman, A. (2013) Impacts of water level fluctuation on mesotrophic rich fens: acidification vs. eutrophication (ed. Strecker, A.). *Journal of Applied Ecology*, **50**, 998–1009.
- Dierßen, K. (2001) *Distribution, Ecological Amplitude and Phytosociological Characterization of European Bryophytes*. Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Science Publishers, Berlin.
- ECCB. (1995) *Red Data Book of European Bryophytes*. European Committee for the Conservation of Bryophytes, Trondheim.
- EU Habitats Directive. (1992) EU Habitats Directive (92/43/EEC). *Consolidated Text*. - *CONSOLEG: Office of Official Publication of European Union*.
- Franklin, K.A. (2008) Shade avoidance. *The New phytologist*, **179**, 930–44.
- Goffinet, B. & Shaw, A.J. (2008) *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, New York.
- Goubet, P., Thebaud, G. & Pettel, G. (2006) Ecological constraints on *Sphagnum* bog development: a conceptual model for conservation. *Revue d'écologie – La Terre et la Vie*, **61**, 101–116.
- Granath, G., Wiedermann, M.M. & Strengbom, J. (2009) Physiological responses to nitrogen and sulphur addition and raised temperature in *Sphagnum balticum*. *Oecologia*, **161**, 481–90.
- Grootjans, A. P., van Diggelen, R., & Bakker, J. P. (2008). Restoration of mires and wet grasslands. In: J. van Andel & J. Aronson (Eds.), *Restoration ecology* (pp. 111–124). Blackwell publishing, Oxford.
- Gunnarsson, U., Granberg, G. & Nilsson, M. (2004) Growth, production and interspecific competition in *Sphagnum* : effects of temperature, nitrogen and sulphur treatments on a boreal mire. *New Phytologist*, **163**, 349–359.
- Gärdenfors, U. (2005) *The 2005 Red List of Swedish Species*. ArtDatabanken, Uppsala.
- Hájek, T., Tuittila, E.-S., Ilomets, M. & Laiho, R. (2009) Light responses of mire mosses - a key to survival after water-level drawdown? *Oikos*, **118**, 240–250.
- Hayward, P. & Clymo, R. (1983) The growth of *Sphagnum*: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *Journal of Ecology*, **71**, 845–863.

- Hedenäs, L. & Eldenäs, P. (2007) Cryptic speciation, habitat differentiation, and geography in *Hamatocaulis vernicosus* (Calliergonaceae, Bryophyta). *Plant Systematics and Evolution*, **268**, 131–145.
- Ilomets, M., Kimmel, K., Stén, C.-G. & Korhonen, R. (2007) *Sood Eestis ja Lõuna-Soomes*. MTÜ GEOGuide Baltoscandia, Tallinn.
- Ingerpuu, N., Kalda, A., Kannukene, L., Krall, H., Leis, M. & Vellak, K. (1998) *Eesti sammalde määraja*. EPMÜ ZBI, Eesti Loodusfoto, Tartu.
- Ingerpuu, N. & Vellak, K. (2013) Growth depends on neighbours: experiments with three *Sphagnum* L. species. *Journal of Bryology*, **35**, 27–32.
- Jones, M., Oxley, E. & Ashenden, T. (2002) The influence of nitrogen deposition, competition and desiccation on growth and regeneration of *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. *Environmental Pollution*, **120**, 371–378.
- Jägerbrand, A. & During, H. (2005) Effects of simulated shade on growth, number of branches and biomass in *Hylocomium splendens* and *Racomitrium lanuginosum*. *Lindbergia*, **30**, 117–124.
- Karofeld, E. (1996) Effects of alkaline fly ash precipitation on the *Sphagnum* mosses in Niinsaare bog, NE Estonia. *Suo*, **47**, 105–114.
- Kimmel, K., Kull, A., Salm, J.-O. & Mander, Ü. (2010) The status, conservation and sustainable use of Estonian wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, **18**, 375–395.
- Kimmerer, R. (1993) Disturbance and dominance in *Tetraphis pellucida*: a model of disturbance frequency and reproductive mode. *The Bryologist*, **96**, 73–79.
- Kleijn, D., Bekker, R.M., Bobbink, R., De Graaf, M.C.C. & Roelofs, J.G.M. (2008) In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathland and acidic grasslands: a comparison of common and rare species. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 680–687.
- Laaka-Lindberg, S., Anttila, S. & Syrjänen, K. (2009) *Suomen Uhanalaiset Sammalet*. Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Leht, M., Krall, H., Kukk, T., Kull, T., Kuusk, V., Oja, T., Reier, Ü., Sepp, S., Zingel, H. & Tuulik, T. (2007) *Eesti taimede määraja*. EMÜ Eesti Loodusfoto, Tartu.
- Liu, Y., Li, Z., Cao, T. & Glime, J.M. (2004) The influence of high temperature on cell damage and shoot survival rates of *Plagiomnium acutum*. *Journal of Bryology*, **26**, 265–271.
- Marschall, M. & Proctor, M.C.F. (2004) Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Annals of botany*, **94**, 593–603.

- Moora, M. & Jõgar, Ü. (2005) Competitive responses of the rare *Viola elatior* and the common *Viola mirabilis*. *Plant Ecology*, **184**, 105–110.
- Mälson, K. & Rydin, H. (2009) Competitive hierarchy, but no competitive exclusions in experiments with rich fen bryophytes. *Journal of Bryology*, **31**, 41–45.
- Økland, R.H. & Bakkestuen, V. (2004) Fine-scale spatial patterns in populations of the clonal moss *Hylocomium splendens* partly reflect structuring processes in the boreal forest floor. *Oikos*, **106**, 565–575.
- Pellerin, S., Lagneau, L.-A., Lavoie, M. & Larocque, M. (2009) Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. *Comptes rendus biologies*, **332**, 720–31.
- Proctor, M.C.F. (2002) Ecophysiological measurements on two pendulous forest mosses from Uganda, *Pilotrichella ampullacea* and *Floribundaria floribunda*. *Journal of Bryology*, **24**, 223–232.
- Proctor, M.C.F. (2003) Experiments on the effect of different intensities of desiccation on bryophyte survival, using chlorophyll fluorescence as an index of recovery. *Journal of Bryology*, **25**, 201–210.
- Proctor, M.C.F. (2004a) How long must a desiccation-tolerant moss tolerate desiccation? Some results of 2 years' data logging on *Grimmia pulvinata*. *Physiologia Plantarum*, **122**, 21–27.
- Proctor, M.C.F. (2004b) Light and desiccation responses of *Weymouthia mollis* and *W. cochlearifolia*, two pendulous rainforest epiphytes from Australia and New Zealand. *Journal of Bryology*, **26**, 167–173.
- Reier, Ü. (2007) *Threatened Vascular Plant Species in Estonia: Causes of Rarity and Conservation*. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu.
- Roosaluste, E. & Kukk, T. (2001) Eesti kaitstavate soontaimeliikide analüüs ja harulduse põhjused. *Eesti Loodusuurijate Seltsi aastaraamat*, **80**, 65–78.
- Rydin, H. (1993) Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. *Advances in Bryology*, **5**, 153–185.
- Salemaa, M., Mäkipää, R. & Oksanen, J. (2008) Differences in the growth response of three bryophyte species to nitrogen. *Environmental Pollution*, **152**, 82–91.
- Schröder, W., Holy, M., Pesch, R., Harmens, H., Fagerli, H., Alber, R., Coşkun, M., De Temmerman, L., Frolova, M., González-Miqueo, L., Jeran, Z., Kubin, E., Leblond, S., Liiv, S., Maňkovská, B., Piispanen, J., Santamaría, J.M., Simonè, P., Suchara, I., Yurukova, L., Thöni, L. & Zechmeister, H.G. (2010) First Europe-wide correlation analysis identifying factors best explaining the total nitrogen concentration in mosses. *Atmospheric Environment*, **44**, 3485–3491.

- Steel, J.B., Wilson, J.B., Anderson, B.J., Lodge, R.H.E. & Tangney, R.S. (2004) Are bryophyte communities different from higher-plant communities?: Abundance relations. *Oikos*, **104**, 479–486.
- Sutton, M.A., Howard, C.M., Erisman, J.W., Billen, G., Bleeker, A., Grennfelt, P., van Grinsven, H. & Brizzetti, B. (2011) *The European Nitrogen Assessment: Sources, Effects and Policy Perspectives*. Cambridge University Press, New York.
- Štechová, T., Hájek, M., Hájková, P. & Navrátilová, J. (2008) Comparison of habitat requirements of the mosses *Hamatocaulis vernicosus*, *Scorpidium cossonii* and *Warnstorfia exannulata* in different parts of temperate Europe. *Preslia*, 399–410.
- Štechová, T. & Holá, E. (2010) Distribution and habitat requirements of the moss *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, **16**, 1–11.
- Štechová, T. & Kučera, J. (2007) The requirements of the rare moss, *Hamatocaulis vernicosus* (*Calliergonaceae*, *Musci*), in the Czech Republic in relation to vegetation, water chemistry and management. *Biological Conservation*, **135**, 443–449.
- Štechová, T., Kučera, J. & Šmilauer, P. (2012) Factors affecting population size and vitality of *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs (*Calliergonaceae*, *Musci*). *Wetlands Ecology and Management*, **20**, 329–339.
- Zheng, X., Bu, Z.-J., Ma, J., Zhao, G., Zeng, J. & Li, S. (2012) Effects of water level and competition on the growth of three *Sphagnum* species. *Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science Edition)*, **6**, 485–489.
- Tomassen, H.B.M., Smolders, A.J.P., Limpens, J., Lamers, L.P.M. & Roelofs, J.G.M. (2004) Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: desiccation or high N deposition? *Journal of Applied Ecology*, **41**, 139–150.
- Tusti, T. (2011) Perekond kurdsirbik (*Hamatocaulis* Hedenäs): ökoloogilised nõudlused, levik ja ohustatus. Bakalaureusetöö. Tartu Ülikool.
- Vandenbussche, F., Pierik, R., Millenaar, F.F., Voesenek, L.A.C.J. & Van Der Straeten, D. (2005) Reaching out of the shade. *Current opinion in plant biology*, **8**, 462–8.
- Vanderpoorten, A. & Goffinet, B. (2009) *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University Press, New York.
- Vellak, K. (2002) Euroopa haruldused Eestis: läikiv kurdsirbik ja harjakas tahuksammal. *Eesti Loodus*, **7/8**, 46–47.
- Vellak, K., Ingerpuu, N. & Karofeld, E. (2013) *Eesti turbasamblad*. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu.

Vellak, K., Ingerpuu, N., Vellak, A. & Pärtel, M. (2010) Vascular plant and bryophytes species representation in the protected areas network on the national scale. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 1353–1364.

Wheeler, B.D. & Proctor, M.C.F. (2000) Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology*, **88**, 187–203.

Internetileheküljed:

E-Elurikkus, E. (2008) Eesti e-Elurikkus. [<http://elurikkus.ut.ee/>]. 2.04.2014.

Glime, J.M. (2007) *Bryophyte Ecology*. Ebook, sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. [<http://www.bryoecol.mtu.edu/>]. 26.03.2014.

Joint Nature Conservation Committee. (2007) Conservation status assessment for Species: S1393 – *Hamatocaulis (Drepanocladus) vernicosus* – Slender green feather-moss 2007. Second Report by the UK under article 17 on the implementation of the Habitats Directive from January 2001 to December 2006. JNCC, Peterborough. [<http://jncc.defra.gov.uk/pdf/Article17/FCS2007-S1393-audit-Final.pdf>]. 05.05.2014.

Kaardimaterjalid:

Eesti ortofoto (1:10000) (2011) Eesti Maa-amet. Kaardilehed: 54334.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Tiina Tusti,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
"Sammalde kasvu mõjutavatest teguritest: katse kolme madalsooliigiga",

mille juhendaja on Kai Vellak,

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2014**